MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

Received .....

Accession No. .....

Given by .....

Place, ...

***No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Siebenundvierzigster Band.

Mit 40 Tafeln und 6 Figuren im Text.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1896.

1424

Inhalt.

Seite

Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. Von R. v. Erlanger. (Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.) Hierzu Tafel I 1

Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Von Dr. J. Aug. Hammar, Upsala. Hierzu Tafel II 14

Ueber die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Von Erik Müller, Stockholm. (Aus dem II. anatomischen Institut in Berlin.) Hierzu Tafel III und IV. 23

Beiträge zur Histologie des Menschen. Von Fr. Reinke, Rostock. (Aus dem anatomischen Institut in Rostock.) Hierzu Tafel V 34

Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Von Michael v. Lenhossék in Tübingen. Hierzu Tafel VI VII und VIII und 3 Textfiguren 45

Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachsthum von Ganglienzellen. Von Prof. Dr. Emil Rohde, Breslau. Hierzu Tafel IX 121

Ueber die Hautdrüsen des Frosches. Von Dr. med. Paul Junius in Königsberg i. Pr. Hierzu Tafel X 136

Nachtrag zur Abhandlung: „Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen". (S. 1—13 dieses Bandes.) Von R. v. Erlanger, Heidelberg 155

Untersuchungen über Zelltheilung. I. Von Dr. Bernhard Rawitz, Privatdocenten an der Universität Berlin. Hierzu Tafel XI. . 159

Der Secretionsvorgang in der Schilddrüse. Von Ernst Schmid aus St. Petersburg. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock.) Hierzu Tafel XII 181

Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Von Dr. Raffaello Zoja (Pavia). (Aus dem II. anatomischen Institut der Berliner Universität.) Hierzu Tafel XIII und XIV 218

Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Von Dr. J. Sobotta, Prosector am Institut für vergleichende Anatomie, Embryologie und Histologie zu Würzburg. Hierzu Tafel XV, XVI, u. XVII 261

Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanz im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Von K. v. Kostanecki und A. Wierzejski. Hierzu Tafel XVIII, XIX u. XX 309

Nochmals zur Reductionsfrage. Von J. Rückert, Professor der thierärztl. Hochschule in München. 386

Ueber die Kerne der Fettzellen. Von Dr. Hans Rabl, Assistenten am histologischen Institut in Wien. 407

Seite

Nerv und Muskel. I. Mittheilung. Von M. Nussbaum. Hierzu Tafel XXI 416

Ueber Randzellen und Secretcapillaren. Von Philipp Stöhr in Zürich. Hierzu Tafel XXII 447

Ueber die sympathischen Ganglienzellen der Nager. Von Dr. Hugo Apolant. (Aus dem ersten anatomischen Institut in Berlin.) Hierzu Tafel XXIII 461

Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Von Dr. Gaston Aubertin. (Physiologisches Institut der Universität Berlin. Abtheilung von Prof. Dr. Fritsch.) Hierzu Tafel XXIV und XXV . . 472

Ueber die Structur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ein Beitrag zur Kenntniss vom feineren Bau des Zellkerns. Von Prof. E. Korschelt in Marburg i. H. Hierzu Tafel XXVI, XXVII u. XXVIII 500

Ueber Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. Von Prof. E. Korschelt in Marburg i. H. Hierzu Fig. 28—30 Taf. XXVII und Fig. 36—41 Taf. XXVIII 550

Beitrag zur feineren Structur des Integumentes der Hatteria punctata. Von Gakutaro Osawa aus Japan, z. Z. im anatomischen Institut zu Freiburg i. Br. Hierzu Tafel XXIX . . 570

Ueber den Bau der grösseren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen. Von Dr. N. Grünstein aus Trischki (Russland). (Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.) Hierzu Tafel XXX und XXXI 583

Ueber die Beziehung des Nervus oculomotorius zum Ganglion ciliare. Von Dr. Hugo Apolant. Hierzu Tafel XXXII, und eine Textfigur 655

Studien über normale Verhornung mit Hilfe der Gram'schen Methode. Von Prof. Dr. Paul Ernst, Assistenten am pathologischen Institut in Heidelberg. Hierzu Tafel XXXIII u. XXXIV. 669

Die Nervenelemente im Kleinhirne der Vögel und Säugethiere. Von A. S. Dogiel, Professor der Histologie an der Universität St. Petersburg. Hierzu Tafel XXXV u. XXXVI . 707

Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Von Dr. Alfred Fischel. (Aus dem deutschen anatomischen Institute in Prag.) Hierzu Tafel XXXVII 719

Ueber eine Verbindungsweise der Neuronen. Nebst Mittheilungen über die Technik und die Erfolge der Methode der subcutanen Methylenblauinjection. Von Semi Meyer. (Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.) Hierzu Tafel XXXVIII 734

Beiträge zur Kenntniss des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Von B. Rosenstadt in Wien. Hierzu Tafel XXXIX und XXXX 748

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen.

Von

R. v. Erlanger.

Hierzu Tafel I.

Einleitung.

Seit die wirklichen Hoden des Regenwurmes von Hering entdeckt wurden, hat sich eigentlich nur Bloomfield (2) mit der Histologie derselben genauer beschäftigt, doch ohne zu einer richtigen Anschauung des feineren Baues dieses Organs zu gelangen. Er konnte daran keine bindegewebige Hülle nachweisen, wie eine solche vom Ovarium bekannt war, welches einen Peritonealüberzug erhält; doch hat Bergh (3) bei Gelegenheit von entwicklungsgeschichtlichen Studien über die Geschlechtsorgane des Regenwurms diesen Ueberzug erkannt und richtig abgebildet. Zwar wies Bloomfield nach, dass der Hoden von lauter gleichartigen Zellen gebildet wird, die, wenn sie reif sind, in die Leibeshöhle fallen, um sich in den Nebenhoden oder Samentaschen zu Spermatozoen weiter zu entwickeln, doch hat er weder die Gestalt der Zellen noch ihre Gruppirung erkannt, wie ich in der Folge auseinanderzusetzen beabsichtige. Ferner ist es mir gelungen, etwas in den feineren Bau der Hodenzellen einzudringen, wenn dieselben auch wegen ihrer Kleinheit kein günstiges Object für derartige Untersuchungen liefern.

Material und Methoden der Untersuchung.

Es standen mir zahlreiche Exemplare von der Gattung Lumbricus und Allobophora zur Verfügung. Bekanntlich unterscheiden sich die Allobophora von den Lumbricus-Arten dadurch, dass bei denselben die Hoden frei in der Leibes-

höhle liegen, während dieselben bei der Gattung Lumbricus von der medianen Samenkapsel (Bergh) bedeckt werden, daher benutzte ich vorzugsweise Allobophora, weil hier die Hoden leichter zu präpariren sind.

Um brauchbare Präparate von den Hoden zu erhalten, ist es unbedingt nöthig, die Conservirungsflüssigkeit unmittelbar auf dieselben einwirken zu lassen, daher wurden die Würmer in Wasser gebracht, welchem allmählich 70% Alkohol zugesetzt wurde bis die Thiere im ausgestreckten Zustand betäubt wurden. Sodann schnitt ich sie in einem Präparirbecken in physiologischer Kochsalzlösung auf, entfernte den Darm und übergoss dann das ausgebreiteten Vorderende bis zum Clitellum mit der Conservirungsflüssigkeit. Benutzt man dazu Sublimat, so erhält man sehr schöne topographische Präparate von den Geschlechtsorganen, welche sich zur Demonstration vortrefflich eignen. Die Anwendung von alkoholisirtem Wasser zum Betäuben der Würmer ist insofern etwas zeitraubend, als man den Wurm, sobald er nicht mehr auf äussere Reize reagirt, herausnehmen und präpariren muss. Lässt man ihn längere Zeit in dem Gemisch liegen, so dringt Alkohol ein und die Gewebe leiden Noth. Ich conservirte daher grössere Mengen dadurch, dass ich die Conservirungsflüssigkeit mit einer Pravat'schen Spritze in die Gegend der Geschlechtsorgane einspritzte, doch ist der ersten Methode entschieden der Vorzug zu geben, weil bei der zweiten die Gewebe hart werden und die Präparation dadurch erschwert wird.

Ist ein Wurm geöffnet und ausgebreitet, der Darm entfernt, sowie die physiologische Kochsalzlösung durch das Fixirungsmittel ersetzt worden, so lassen sich die Hoden leicht finden, weil die Gewebe beim Abtöden undurchsichtig und namentlich bei Anwendung von Sublimat sofort weiss werden. Viel schwieriger ist es bei noch lebenden Thieren die Hoden herauszuschneiden. Dieselben sind so klein und durchsichtig, dass man sie nicht leicht wahrnimmt. Bei einiger Uebung gelang es mir dennoch sehr bald, Präparate von lebenden Hoden zu erhalten, um sie in Eiweisslösung zu untersuchen oder in Macerationsflüssigkeit zu bringen, schliesslich liess ich das Betäuben mit alkoholhaltigem Wasser ganz weg und präparirte die Hoden ohne weiteres, um jede schädliche Einwirkung zu vermeiden.

Zunächst wurden die Hoden in Eiweisslösung untersucht,

da sie sich in physiologischer Kochsalzlösung nicht halten. Ferner wurden sie darin mit Nadeln zerzupft, das Eiweiss rasch mit physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas entfernt und intra vitam mit Dahlialösung in physiologischer Kochsalzlösung gefärbt. Ferner wurden die Hoden im Hertwig'schen Macerationsgemisch oder in 1% Essigsäure macerirt, welche mir beide ausgezeichnete Dienste leisteten.

Conservirt wurde mit Pikrinessigsäure, Sublimat, Perényi'scher Flüssigkeit, Flemming'schem Gemisch und Hermann'schem Gemisch mit nachfolgender Reduction mit Holzessig. Mit gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln lassen sich die Hodenzellen namentlich auf sehr dünnen Schnitten, welche für feinere Structurverhältnisse unbedingt nothwendig sind, nicht intensiv genug färben, daher benutzte ich die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinfärbung sowie das Rawitz'sche Verfahren. Auch Kernschwarz nach Platner bewies sich für manche Structuren als sehr zweckmässig. Diese Färbungen wurden auf dem Objektträger vorgenommen, nachdem die Schnitte mit Glycerineiweiss aufgeklebt wurden. Sehr zweckmässig ist es, die Glycerineiweissschicht mit warmem Wasser zu bedecken und erst dann die Bänder darauf zu bringen und die Objectträger so lange in den Wärmekasten zu legen, bis das Wasser verdunstet ist; auf diese Weise vermeidet man Falten in den Schnitten.

Beschreibender Theil.

Der Hoden des Regenwurms besitzt eine abgeplattete Gestalt und läuft an seinem freien Ende oder Rand in eine Anzahl lappenförmiger Fortsätze aus (Fig. 1). Mit seiner Basis ist er dem Dissepiment angewachsen. An einem gefärbten und aufgehellten Totopräparat erkennt man schon bei schwacher Vergrösserung, dass er eine grosse Anzahl von Follikeln enthält, welche nach dem freien Rande zu immer deutlicher auftreten (Fig. 1).

Bei stärkerer Vergrösserung stellt es sich heraus, dass jeder dieser Follikel aus mehreren kleineren zusammengesetzt ist (Fig. 3 *f*). Der Hoden besitzt eine deutliche Tunica propria, ein

1) Referat in Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. XI, Heft 4, p. 503. 1895.

Peritonealüberzug, welcher aus Bindegewebszügen mit eingestreuten abgeplatteten Kernen gebildet wird (Fig. 2 und 3). Derartige Bindegewebszüge dringen auch zwischen die grösseren Follikel ein (Fig. 2) und führen oft Blutgefässe mit sich. In Macerationspräparaten sieht man häufig isolirte Fibrillen zwischen den mehr oder minder zerfallenen Follikeln liegen, zuweilen lässt sich nachweisen, dass es sehr langgestreckte, spindelförmige Bindegewebszellen sind, deren Enden die Fibrillen darstellen.

An den Enden der lappigen Hodenfortsätze bemerkt man mitunter losgelöste Follikel, welche von aussen der Tunica propria ansitzen (Fig. 3 *f*). Auf Fig. 2 kann man sehen, wie ein solcher Follikel im Begriff ist, die Tunica propria zu durchdringen, rechts und links ist von demselben je eine grössere Hodenzelle dicht unter die Tunica propria gedrängt worden und zwischen dieselben arbeitet sich ein kleiner Follikel durch. Solche losgelöste, der Tunica propria aussen ansitzende Follikel hat Bloomfield (2) beobachtet und für Hodenzellen gehalten, während ein Vergleich der Grössenverhältnisse mit wirklichen Hodenzellen, wie er solche nach Zerzupfung des Hodens beschrieben hat, ihm leicht zu richtigeren Anschauungen hätte bringen können.

Die Zerzupfung des Hodens mit Nadeln, wie sie Bloomfield vorgenommen hat, vermag keinen befriedigenden Aufschluss über den Bau des Hodens und der Hodenzellen zu geben, man muss dieselben maceriren oder schneiden, und beides hat B. unterlassen. Macerirt man einen frischen Hoden in Hertwig'scher Flüssigkeit, oder in 1 % Essigsäure, so zerfällt derselbe zunächst in grössere Follikel. Auflegen des Deckglases und vorsichtiges Klopfen mit der Präparirnadel führen einen weiteren Zerfall in kleine Follikel und in einzelne Hodenzellen herbei. Ein solcher kleiner, in Zerfall begriffener Follikel ist in Fig. 4 dargestellt. Die einzelnen Hodenzellen sind birnförmig und hängen alle in der Mitte des Follikels durch ihre Stiele zusammen. Gewaltsam herausgerissene Zellen verlieren ihren Stiel und sehen rund aus, wie sie auch B. abgebildet hat.

Das Protoplasma der Hodenzellen besitzt ein ausserordentlich zartes und enges wabiges Gefüge, welches man am deutlichsten an frisch in Eiweisslösung untersuchten Hoden, oder an macerirten mit Osmiumsäure behandelten Hodenzellen beobachten kann, viel deutlicher tritt die Structur bei entsprechenden Stadien aus dem

Ovar auf, deren Untersuchung mir das Auffinden der nämlichen Structur bei den Hodenzellen ermöglichte.

Der Kern der Hodenzelle ist recht ansehnlich und enthält zahlreiche kleine Chromatinkörnchen, welche netzförmig untereinander verbunden sind und sich mit Carmin und Hämatoxylin ziemlich schwach färben.

Behandelt man einen frisch in Eiweisslösung zerzupften Hoden, nach Abspülen der Eiweisslösung durch physiologische Kochsalzlösung, mit Dahlia (in physiologischer Kochsalzlösung gelöst), so tritt diese Structur besonders deutlich hervor und sieht man auch einen ansehnlichen Nucleolus (Fig. 8 *nu*). Im Protoplasma, dem Kern angelagert, bemerkt man ferner eine halbmondförmige Anhäufung von Körnchen, welche sich stark mit Dahlia färben und untereinander netzig verbunden zu sein scheinen. Ich will diesen Körper aus später zu erklärenden Gründen als Nebenkern (*n*) bezeichnen. Derselbe lässt sich auch durch andere Methoden darstellen, von denen ich hauptsächlich die Heidenhain'sche und die Rawitz'sche benutzte. Die Heidenhain'sche lässt sich auch für Macerationspräparate anwenden. Fig. 9 und 12 sind nach derartig gefärbten Macerationspräparaten dargestellt. Hier erscheint der Nebenkern, wahrscheinlich in Folge von Schrumpfung kleiner; er ist gewöhnlich kalottenförmig oder kugelig (Fig. 9 und 12). Die Concavität des Halbkreises ist meist dem Kern zu (Fig. 12), seltener (Fig. 10) abgewendet. An Schnitten, welche nach der Heidenhain'schen Methode gefärbt wurden, nach Fixirung mit Sublimat, konnte ich, in einigen wenigen Fällen, im Centrum des kugelförmigen Nebenkerns ein Körnchen nachweisen (Fig. 15 *c*), welches ich für ein Centrosom halte, auch ging von der Peripherie des Nebenkerns eine schwache Strahlung in das umliegende Protoplasma aus. Aus diesem schliesse ich, dass der Nebenkern aus einer Anhäufung von besonders structurirtem Protoplasma besteht, welches man heutzutage allgemein mit dem Namen Archoplasma belegt. Bei in Theilung begriffenen Zellen ist der Nebenkern verschwunden, dagegen sind aber durchweg, auf zweckmässig gefärbten Präparaten die Centrosomen an den Spindelenden zu sehen (Fig. 5 und 7). Zur Darstellung der Centrosome wandte ich mit Erfolg Fixirung mit Flemming'scher oder besser Hermann'scher Flüssigkeit, mit darauffolgender Reduction mit Holzessig und Heidenhain'scher Fär-

bung oder Kernschwarz (nach Platner) an. An so behandelten Präparaten ist auch die Kernspindel sehr deutlich zu sehen (Fig. 5 und 7). Dieselbe schien mir einer Centralspindel zu entsprechen, da sie von den kugligen Chromatinelementen ringförmig umgeben wird, doch ist es leicht möglich, dass ich, wegen der Kleinheit und Ungunst des Objektes, die Mantelfasern übersehen habe.

Zur Darstellung des Nebenkernes eignet sich die Rawitz'sche Färbungsmethode entschieden am besten. Bei derselben bleibt der Kern nahezu ungefärbt (Fig. 10), während das Plasma roth und der Nebenkern intensiv roth tingirt wird, sodass er sehr deutlich hervortritt.

Ich möchte nebenbei bemerken, dass der Kern nach Fixirung mit Flemming'schem Gemisch und Heidenhain'scher Färbung, sich weit weniger stark färbt, als nach Fixirung mit Sublimat, doch glaube ich deswegen nicht, dass Flemming'sche Lösung, wie in der letzten Zeit behauptet wurde, die Kernstructur angreift, dieselbe tritt wie gewöhnlich hervor, jedoch weit zarter (Fig. 13), wahrscheinlich weil die Färbbarkeit herabgesetzt wurde. Dafür treten zwei ansehnlichere Körperchen im Kerne sehr deutlich auf, welche ich für Nucleoli halten würde, wären sie nicht kleiner als die an lebenden, mit Dahlia gefärbten Zellen und ausserdem in Zweizahl statt in Einzahl vorhanden. Uebrigens ist auch der Nucleolus, wie aus Fig. 8 hervorgeht, wandständig, während die erwähnten beiden Körperchen im Innern des Kernes liegen [1]).

Leider waren die Kerntheilungsstadien, namentlich die Prophasen in meinen Präparaten nicht sehr häufig, was vielleicht daran liegen mag, dass ich die Untersuchung zu spät, Ende Juli anfing, sodass ich nicht ausführlicher darüber berichten kann, ausserdem ist der Hoden des Regenwurmes, wegen der Kleinheit der Zellen, kein günstiges Object für derartige Untersuchungen. Die Hodenzellen messen circa 15 μ in der Länge, die Kerne 5 μ.

Betrachtet man einen feinen intensiv gefärbten Schnitt durch die Mitte eines Hodenfollikels bei starker Vergrösserung, so bemerkt man, dass der periphere Theil der centralen Partie, in welcher die einzelnen Hodenzellen zusammenstossen, intensiver gefärbt ist als das übrige Protoplasma der Hodenzellen (Fig. 16)

1) Diese Bemerkungen beziehen sich nur auf den ruhenden Kern.

und weiter eine feine Längsstreifung, welche vom helleren Centrum nach den Kernen hin sich erstreckt und in einiger Entfernung des Kernes halbmondförmig, mit dem Kern zugewandter Concavität aufhört. Zunächst könnte man glauben, dass diese Structur durch eine Anhäufung von Nebenkernen im Centrum des Follikels verursacht würde, dem ist aber nicht so, da man in einzelnen günstigen Fällen ausserdem noch den Nebenkern, in seiner charakteristischen Gestalt und Lagerung wahrnehmen kann. Eine solche durch Maceration erhaltene Zelle ist in Fig. 11 dargestellt. Hier lässt sich weiter beobachten, dass die halbmondförmige Stelle, wo die Streifung im Protoplasma des Zellstieles aufhört, ganz besonders stark gefärbt ist (*spr*). Dasselbe ist in Fig. 6, welche einen isolirten und macerirten Follikel darstellt, noch deutlicher zu bemerken und erläutert ausserdem die Bilder, welche man auf Schnitten erhält; die sternförmige Figur, die im Centrum des durchschnittenen Follikels zu sehen ist, kommt einfach dadurch zu Stande, dass die längsgefaserten Stiele der einzelnen Hodenzellen hier zusammenstossen.

Diese Gebilde finden in dem Verhalten sich theilender Hodenzellen eine Erklärung. Fig. 5 stellt eine Hodenzelle dar, welche sich nahezu ganz in zwei Tochterzellen getheilt hat, welche nur noch durch eine schmale Verbindungsbrücke zusammenhängen. Hier sind die Centrosomen und die Kernspindel sehr deutlich, die Tochterkerne bestehen noch aus mehreren Bläschen, welche bald zu einem einheitlichen Kern verschmolzen wären. In der Mitte der Kernspindel und der Verbindungsbrücke tritt die Zellplatte[1]) oder der Zwischenkörper (*z*) sehr deutlich hervor. Ich deute nun den streifigen Theil des Zellenstielprotoplasmas als Reste der Kernspindel und die halbmondförmigen, stärker sich färbenden Gebilde als Reste der Zellplatte oder Zwischenkörpers.

Es besteht ein innigster Zusammenhang zwischen allen Zellen eines und desselben Follikels, was schon daraus hervorgeht, dass sämmtliche Kerne durchweg ganz den nämlichen Bau zeigen und,

1) Das entsprechende Gebilde, bei pflanzlichen Zellen, ist von Strasburger Zellplatte genannt worden, daher ist es besser, diese Bezeichnung für den Zwischenkörper beizubehalten, statt des Ausdrucks Kernplatte, welcher bei Strasburger mit Aequatorialplatte gleichwerthig ist.

wenn sie in Theilung begriffen sind, genau auf demselben Stadium der Mitose sich befinden. Höchst wahrscheinlich geht der ganze Follikel aus der Theilung einer einzigen Urkeimzelle hervor. Ich vermuthe, dass ähnliche Bildungen in allen solchen Fällen vorkommen dürften, wo mehrere Zellen, welche aus einer gemeinsamen Mutterzelle entstanden sind, sich zu Follikeln gruppiren und alle untereinander verbunden bleiben.

Vergleichender Theil.

Die speziell den Bau des Regenwurmhodens behandelnde Litteratur, ist eine so beschränkte, dass ich dieselbe in der Einleitung schon genügend berücksichtigt zu haben glaube. Ich will hier nur erwähnen, dass in dem Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie von Vogt und Jung, wo der Regenwurm als Typus der Oligochäten ausführlich behandelt wird, die Beschreibung des Hodens eine recht mangelhafte ist, so dass sich die Autoren wahrscheinlich ganz an Bloomfields (2) Darstellung gehalten haben und den Hoden kaum selbst untersucht haben dürften. Uebrigens muss ich hinzufügen, dass die Originalabbildung des Ovars an Mangelhaftigkeit keineswegs hinter der Beschreibung der männlichen Gonade zurückbleibt.

Es erübrigt noch die Bedeutung der Hodenzellen zu besprechen. Bekanntlich ist der Hoden eine Wucherung des Coelomepithels, wie Bergh (3) entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat. Der Uebergang der Peritonealzellen in die eigentlichen Hodenzellen ist ein so allmählicher, dass man keine scharfe Grenze ziehen kann, wie Bloomfield schon ganz richtig bemerkt hat. Die Hodenzellen fangen erst in der Nähe der Insertion am Dissepiment an, die characteristische Gruppirung zu Follikeln zu zeigen. Etwa in der Mitte des Hodens begegnet man einzelnen in Mitose begriffenen Follikeln, daher entspricht diese Gegend einer Vermehrungszone.

Entgegen Bloomfield's Beschreibung kann ich keinen wesentlichen Unterschied im Bau finden zwischen denjenigen Hodenzellen, welche einem losgelösten Follikel angehören, und solchen, die im Hoden selbst oder in der Gegend des Dissepimentes liegen. Bloomfield bezeichnet die Hodenzellen, welche vom Keimepithel abstammen, als „Spermatosporen", welche wiederum

durch Theilung „Spermosphären“ oder Spermopolyblasten erzeugen, die den losgelösten Hodenzellen entsprechen würden. Diese gelangen dann nach seiner Darstellung einzeln in den Nebenhoden, wo sie durch Theilung „Spermatoblasten erzeugen, welche wiederum durch Theilung schliesslich Spermatozoen bilden. Meiner Ansicht nach entsprechen sämmtliche Hodenzellen, der jetzt gebräuchlichsten Nomenklatur nach, Spermatogonien. Will man unter den Hodenzellen selbst, im Anschluss an das von mir Mitgetheilte, weitere Unterabtheilungen vornehmen, so würde ich diejenigen Zellen, welche direct vom Peritoneum abstammen, Urkeimzellen, die aus diesen durch Theilung hervorgegangenen Follikelzellen Hodenzellen und die aus diesen durch Theilung hervorgegangenen Zellen, welche schliesslich frei werden und einzeln in den Nebenhoden gelangen, Spermatogonien nennen. Sind Bloomfield's Angaben über die Verhältnisse in Nebenhoden den Thatsachen entsprechend, so würde die eigentliche Spermatogenese hier mit den Spermatogonien anfangen. Gerade die Bildung der Bloomfield'schen „Spermatoblasten“ = Spermatocyten 1. Ordnung aus den Spermatogonien, welche sich in jungen Nebenhoden vollziehen soll, ist ein Punkt, welcher ein hohes Interesse beansprucht und einer erneuten Untersuchung wohl bedürftig bleibt.

Bekanntlich wird jetzt in der Spermatogenese eine Reduction der Kernsegmente durch zwei ohne Ruheperiode aufeinanderfolgende Theilungen fast allgemein behauptet, eine Reduction, welche der Richtungskörperbildung im Ei entsprechen soll. Findet eine solche Reduction in der That beim Regenwurme statt, so muss sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach, im Anschlusse an Bloomfield's Abbildungen im Nebenhoden vollziehen und weiter vermuthlich auf dem Stadium der Viertheilung der Spermatogonie. Im Anschluss hieran will ich bemerken, dass die Kernschleifen in den Mitosen des Hodens, durch die von mir gebrauchten intensiven Färbungen so scharf hervortraten, dass es mir gewiss nicht entgangen wäre, wenn ihre Zahl bei der Theilung im Hoden sich auf die Hälfte reducirt hätte.

Die Gestalt und Lagerung des von mir in den Hodenzellen unter den Namen Nebenkern beschriebenen Gebildes zeigt die frappanteste Aehnlichkeit mit der entsprechenden Bildung, welche Bütschli (1) an den sogenannten Urkeimzellen bei Blatta germanica und v. la Valette (4) an demselben Objecte be-

schrieben haben, mit dem Unterschied, dass v. la Valette dieselben Zellen als Spermatocyten erster Ordnung auffast. Allerdings hat Bütschli unter den Namen Nebenkern zuerst ein Gebilde beschrieben, welches nach v. la Valette erst in der nächsten Zellgeneration in prägnanter Weise hervortritt. Nichtsdestoweniger habe ich den Namen Nebenkern gewählt, weil mir dieses Gebilde in der Regenwurmhodenzelle dem Centrosom, Attractionsphäre und Archoplasma zu entsprechen scheint, ein Complex, welcher diesen Namen gewöhnlich trägt, wenn auch zugegeben werden muss, dass ganz verschiedene Dinge unter diesem Namen zusammengeworfen worden sind.

Wenn auch das hier besprochene Objekt mir keineswegs geeignet erscheint, die Frage nach dem Ursprung des Nebenkernes resp. des Centrosoms zu lösen, so halte ich es doch nicht für ganz überflüssig, einige Betrachtungen darüber anzustellen. Die jetzt über den Ursprung des Centrosoms herrschenden Ansichten gehen nach drei Richtungen auseinander.

1. Das Centrosom ist ein besonderer Körper und entspricht einem Kern, es liegt, wenn der Kern in der Ruhe ist, ausserhalb desselben im Protoplasma.

2. Das Centrosom stammt aus dem Kern. a) Aus der achromatischen Substanz. b) Aus dem Nucleolus (Paranuclein oder Pyrenin).

Liegt das Centrosom wirklich, wie ich es bei den Hodenzellen des Regenwurmes nachgewiesen zu haben glaube, im Nebenkern, so würde dieser Umstand für die erste Ansicht sprechen, da v. la Valette angiebt, dass bei Blatta der Nebenkern aus dem Protoplasma der Zelle stammt. Diese Anschauung wird durch die Arbeit von Lauterborn[1]) über die Kerntheilung der Diatomeen sehr wahrscheinlich gemacht, da hier das Centrosom bei ruhendem Kerne ausserhalb desselben im Protoplasma liegt, und erst mit der Centralspindel, welche aus der Theilung des Centrosoms hervorzugehen scheint, in den Kern hineinrückt. Ich selber bin geneigt, dieselbe Ansicht hier zu vertreten, aus dem einfachen Grunde, dass keine Beobachtungen derselben widersprechen. Wenn auch der Nebenkern häufig in innigster Weise dem Kerne angelagert ist, so habe ich einen

1) R. Lauterborn, Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verh. des Nat. Med. Ver. zu Heidelberg N. F. V. 2. 1894.

directen Zusammenhang nie nachweisen können, überall war der Kern gegen denselben scharf abgegrenzt, wenn die Kernmembran bei der Kerntheilung schwindet, ist der Nebenkern ebenfalls bis auf die Centrosomen verschwunden, so dass mir nichts für die zweite Modalität seiner Entstehung in diesem speziellen Falle zu sprechen scheint.

Gegen die dritte spricht der Umstand, dass zugleich ein Nebenkern und ein deutlicher Nucleolus bestehen, wie z. B. lebend mit Dahlia gefärbte Hodenzellen zeigen.

Es erübrigt nur noch die Bedeutung des centralen Follikelkörpers zu besprechen.

Platner (5) beschrieb bei den Spermatocyten der Schmetterlinge und von Helix einen kleinen homogenen Körper von unregelmässiger Gestalt, welcher öfters im Zusammenhang mit einem entsprechenden Gebilde in einer benachbarten Zelle steht, sodass auf diese Weise zwei oder mehrere Zellen, gewissermaassen durch Brücken miteinander verbunden sind. Dieser Körper ist nicht identisch mit dem Nebenkern [1]).

K. W. Zimmermann (6) fand in den Spermatocyten von Helix ausser dem Nebenkern ein Gebilde, welches er „Zellkoppel" benannte, welches sämmtliche Spermatogemmen untereinander verbindet.

A. Bolles Lee (7) stellte an den Spermatocyten von Helix eine besondere Untersuchung an, um die Bedeutung der beiden eben erwähnten Gebilde festzustellen. Er fand zunächst, dass der von Platner beschriebene Körper der Rest der karyokinetischen Spindel der Mutterzelle ist, welcher in Gestalt einer Brücke die beiden Tochterzellen dauernd miteinander verbindet. Ferner konnte er feststellen, dass dieser durch Rückbildung der Spindel gebildete Körper normaler Weise während mehreren Zellgenerationen erhalten bleibt; dadurch, dass zwei oder mehrere derartige Spindelreste miteinander verschmelzen, und zwar in verschiedenen Zellen kommt die Zellkoppel Zimmermann's zu Stande. Die Verschmelzung hängt von zwei Bedingungen ab: Persistenz der im Aequator eingeschnürten Spindel und Theilung unter einem gewissen Winkel. Die erste Bedingung ist offenbar auch im Hoden des Regenwurmes vorhanden, wo

1) Bei Helix erkannte Platner, dass die „Zellbrüche" aus dem Rest der Verbindungsfasern der Spindeln stammt.

die Tochterzellen ebenfalls durch die Kernspindel der Mutterzelle verbunden bleiben, doch ist der Theilungswinkel hier jedenfalls ein anderer, da sämmtliche Zellen eines Follikels gegen das Centrum derselben gerichtet sind, wo ihre Stiele miteinander in Verbindung stehen. Während die Spermatocyten von Helix, die von einer gemeinsamen Ahnzelle abstammen, kettenförmig angeordnet sind, stehen die Hodenzellen des Regenwurmes radiär zum Mittelpunkt des annähernd kugeligen Follikels; daraus erklärt sich die sonnenförmige Figur, welche man auf einem durch die Mitte eines Follikels gelegten Schnitt erhält.

Heidelberg, den 25. October 1895.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bütschli, Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklungsgeschichte der Samenfäden bei den Insekten und Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXI. 1871.

   Derselbe, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandlung d. Senkenb. naturh. Ges. X. 1876.
2. Bloomfield, On the development of the Spermatozoa. Part. I. Lumbricus. Quart. Journ. of Micr. Science. 1880.
3. Bergh, R. S., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Z. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.
4. v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. II. Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. XXVII. 1886.
5. Platner, G., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. V. Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. 1889.
6. Zimmermann, K. W., Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verhandl. d. Anat. Ges. 1891, p. 187.
7. Bolles Lee, A., La régression du fuseau Caryocinétique. La cellule. t, XI. 1895

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Folgende Bezeichnungen gelten durchweg für alle Figuren.

b. = Bindegewebe.	*n.* = Nebenkern.
c. = Centrosom.	*nu.* = Nucleolus.
f. = Follikel.	*spr.* = Spindelreste.
k. = Bindegewebskerne.	*z.* = Zwischenkörper-Zellplatte.

Sämmtliche Figuren sind mit Hülfe des Zeiss'schen Zeichenapparates entworfen. Wofern nichts anderes bemerkt, mit der Homogenen-Immersion. Brennweite 2 mm und dem Compensationsocular 4, bei Tubuslänge von 160 mm, das Papier in der Höhe des Fusses des Mikroskopes.

Fig. 1. Hoden. Pikrinessigsäure, Boraxcarmin, Totopräparat. Obj. apochr. 16 mm. Sucherocular 2.
Fig. 2. Freies Ende eines Hodenlappens.
Fig. 3. Ende eines Hodenlappens.
Fig. 4. Macerirter Follikel. Hertwig'sche Flüssigkeit. Picrocarmin. Comp. Oc. 6.
Fig. 5. Eine sich theilende Urkeimzelle. Aus einem Schnitt. Hermann'sche Flüssigkeit. Reduction mit Holzessig. Heidenhain'sche Färbung. Comp. Oc. 8.
Fig. 6. Macerirter Follikel. Hertwig'sche Flüssigkeit. Heidenhain'sche Färbung. Comp. Oc. 8.
Fig. 7. Eine sich theilende Hodenzelle. Hermann'sche Flüssigkeit. Holzessig. Heidenhain aus einem Schnitt. Comp. Oc. 8.
Fig. 8. Durch Zerzupfung isolirte Zelle, lebend mit Dahlia gefärbt. Comp. Oc. 8.
Fig. 9. Isolirte Hodenzelle. Hertwig'sche Flüssigkeit. Heidenhain Comp. Oc. 8.
Fig. 10. Hodenzelle aus einem Schnitt. Hermann'sche Flüssigkeit. Holzessig. Rawitz'sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 11. Isolirte Hodenzelle. Hertwig'sche Flüssigkeit. Heidenhain-sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 12. Isolirte Hodenzelle. Hertwig'sche Flüssigkeit. Heidenhain-sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 13. Hodenzelle aus einem Schnitt. Flemming'sche Flüssigkeit. Heidenhain'sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 14. Hodenfollikel-Schnitt. Sublimat. Heidenhain'sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 15. Hodenzellen-Schnitt. Sublim. Heidenhain'sche Färbung. Oc. 8.
Fig. 16. Hodenfollikel-Schnitt. Perényi'sche Flüssigkeit. Kernschwarz. Oc. 6.

Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies.

Von

Prof. Dr. **J. Aug. Hammar.**
Upsala.

Hierzu Tafel II.

Bei einem Aufenthalte auf der schwedischen zoologischen Meeresstation Kristineberg diesen Sommer wurde mir durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Stationsdirektors Prof. Dr. Hj. Théel Gelegenheit bereitet, die Entwicklung der Eier des Echinus miliaris zu studiren. Dabei ist mein Interesse auf das unten angeführte Détail gelenkt worden, das mir in der Literatur bisher nicht genügend gewürdigt worden zu sein scheint.

Beim Studium des lebenden Materials fällt es auf, dass im optischen Durchschnitte des sich furchenden Eies eine feine Linie hervortritt, welche die nach aussen gekehrte Oberfläche der Furchungskugeln an den meisten Stellen dicht umgiebt. Am lebenden Materiale erscheint diese Linie als der optische Ausdruck einer Membran, ist aber nicht mit der Befruchtungshaut zu verwechseln. Die letztgenannte berührt unter normalen Verhältnissen in den früheren Furchungsstufen nirgends die Zellen: sie ist vielmehr durch einen nicht unbeträchtlichen Zwischenraum von ihnen geschieden.

Das hier in Frage stehende Gebilde liegt, wie gesagt, der nach aussen sehenden Oberfläche jeder Zelle meistens dicht an. Es gehört in der That dem Zellenprotoplasma an und ist, wie aus dem Folgenden hervorgeht, wahrscheinlich als eine ectoplasmatische Schicht aufzufassen.

Am klarsten tritt das Bild im zweizelligen Stadium hervor. Unmittelbar nach beendeter erster Furchung, wo die Furchungszellen noch die ovale Form haben und einander somit nur mit einem kleineren Theile ihrer Oberfläche berühren, sieht man

jederseits eine feine Linie den die Zellen trennende Winkel überbrücken. Diese Linie ist farblos und schwächer glänzend als der optische Durchschnitt der Befruchtungsmembran, aber so ziemlich von derselben Dicke wie sie. Vom Pole der einen Zelle geht sie gerade oder, was öfterer der Fall ist, in sanftem, nach innen convexem Bogen zu dem nebenan liegenden Pole der anderen Zelle hinüber. Zwischen den Polen jeder Zelle lässt sie sich an der äusseren Zellenoberfläche entlang kontinuirlich als eine feine, blasse Contourlinie verfolgen; durch ihr farbloses, homogenes Aussehen hebt sie sich vom gelblichkörnigen Protoplasma deutlich ab. Den einander gegenüberliegenden Seiten der Furchungszellen fehlt eine solche Contourlinie ganz.

Wenn die zwei Furchungszellen nach vollzogener erster Furchung unter gegenseitiger Abplattung einander wieder näher rücken, werden die freien Theile der Linien verkürzt, und wenn die Zellen als zwei Halbkugeln einander nahe anliegen, sieht man nur eine ununterbrochene, weissliche Kantenlinie das gesammte körnige Eiprotoplasma dicht umziehen.

Mit der beginnenden zweiten Furchung wird bekanntlich die Berührung wieder weniger innig, und das erst beschriebene Bild tritt wieder auf.

Wenn auch diese plasmatische Rundschicht somit am Anfang und Ende der Zweizellenstufe am leichtesten zu beobachten ist, fehlt sie doch weder in den nächst vorhergehenden, noch in den folgenden Stadien.

Schon am befruchteten, ungefurchten Ei findet man nach dem Abstossen der Befruchtungshaut die eben beschriebene, farblose Randlinie. Bei der ersten Theilung sieht man nun, wie bei beginnender Protoplasma-Einschnürung auch diese Randschicht eingebuchtet wird, aber nicht so tief wie das körnige Protoplasma. Die hierdurch entstehende Spalte wird bei fortgehender Zelltheilung immer tiefer, bis nach beendeter Durchschnürung die für die zweizellige Stufe charakteristischen Verhältnisse ausgebildet sind.

Derselbe Process wiederholt sich an der Aussenseite der Zellen beim Uebergang zur vierzelligen Stufe und nach eben vollzogener zweiter Theilung findet man wieder ein entsprechendes Bild. In jedem Winkel zwischen den vier Furchungskugeln sieht man jetzt die blasse Linie frei von der einen Zelle zur andern hinübergehen.

Auf späteren Entwicklungsstufen mit grösserer Zellenanzahl verliert das Bild an Uebersichtlichkeit. Es lässt sich jedoch leicht nachweisen, dass die ectoplasmatische Schicht noch vorhanden ist, wenngleich ihr Verlauf sich nicht ohne weiteres erkennen lässt.

Bei diesen Untersuchungen fällt es auf, dass das Bild an Präparaten, welche gegen Eintrocknung nicht völlig geschützt waren, nach einiger Zeit schärfer hervortritt. Die ectoplasmatische Schicht hebt sich von der Oberfläche des körnigen Protoplasmas weiter ab und gewinnt auch etwas in Lichtbrechung. Man sieht dabei feine Fasern sich in wechselnder Zahl und mehr oder weniger regelmässiger Anordnung vom körnigen Protoplasma nach der Innenseite des abgehobenen Randsaumes hinüberspannen.

Dasselbe Bild, welches man bei Abdunstung des die Eier umschliessenden Meerwassers sieht, kann man durch vorsichtigen Zusatz stärkerer Kochsalzlösung hervorrufen. In beiden Fällen lassen sich die Eier auf beliebiger Stufe durch Osmiumdämpfe fixiren. Eine nachfolgende Färbung mit einer Anilinfarbe (z. B. Methylenblau) lässt die Verhältnisse um so schärfer hervortreten (Fig. 2). In den Interstitien der Zellen kann man unter günstigen Umständen das abgehobene Ectoplasma auch im Flächenbild zu Gesichte bekommen. Es zeigt dann nicht selten eine grobreticuläre Zeichnung, die mit ziemlicher Sicherheit auf die oben beschriebenen, sich vom körnigen Protoplasma nach dem Randsaume hinüberspannenden Fasern zu beziehen ist.

Die hier besprochenen Bilder sind von früheren Untersuchern mehrfach beobachtet worden.

So bildet O. Hertwig diese Schicht schon im Jahre 1876 [1]) ab, scheint sie aber mit der Befruchtungsmembran zu verwechseln.

In seiner Arbeit über die Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus bezeichnet Selenka 1878 [2]) diese Schicht als automatische Rindenschicht. Er fand, dass sie bei der Eireifung entsteht. Seine Ansichten über die Bildung und das Schicksal derselben sind theilweise recht eigenthümlich. Er sagt (p. 4): „Während die

1) Hertwig, O., Beitr. z. Kenntniss d. Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. I, 1875, p. 404. Taf. XII, Fig. 18—20.

2) Selenka, E., Zoolog. Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.

Richtungskörper austreten, ergiesst sich mit ihnen zugleich ein Tropfen körnchenfreien Protoplasmas nach aussen, welches alsbald den ganzen Dotter umfliesst und eine mit Eigenbewegung begabte automatische Rindenschicht darstellt. Das Schicksal derselben ist ein dreifaches; ihre äussere Grenzschicht hebt sich später als Dotterhaut ab, ein Theil der pseudopodienbildenden Substanz dringt mit dem Spermatozoon bis in den hellen Hof der ersten Dotterstrahlen-Sonne (eine Thatsache, welche ich mehrere Male beobachten konnte, aber für zufällig und bedeutungslos halten muss), der grösste Theil aber zieht sich während der beginnenden Furchung in die Furchungshöhle und hilft den Gallertkern bilden."

Fünf Jahre später bezeichnet er[1]) die betreffende Schicht als die pellucide oder helle Protoplasmazone. Er findet dieselbe bei den Ophiuriden (und Asteriden) am mächtigsten, bei den Echiniden von mässiger Dicke, bei den Holothurien sehr unscheinbar. Er lässt sie jetzt während des Actes der Befruchtung vom Dotter ausgestossen werden und im Laufe der Furchung alle Furchungszellen umfliessen. Sie stellt sozusagen die Bindemasse und zugleich die Trennungssubstanz zwischen denselben her; der gegen das Centrum des Eies zugekehrte Theil dieser Protoplasmaschicht gelangt in die Furchungshöhle und bildet, indem er sich mit dem wässerigen Inhalte mischt, den Gallertkern Hensen's. Die freigewordene Blastula besitzt (bei den Ophiuriden) noch einen dicken äusseren Protoplasmamantel, der sich selbst nach erfolgter Gastrulation erhält und durch welche sich die Geisselfäden bis in die Leiber der Blastodermzellen fortsetzen.

Auch Fol[2]) hat die fragliche Bildung bei Toxopneustes lividus und Sphaerechinus brevispinosus beobachtet. Er bezeichnet sie als zweite oder innere Dotterhaut und lässt sie bald nach der ersten Dotterhaut und zwar auf Kosten der Grenzschicht des Dotters entstehen. Bei der ersten Furchung soll sich die innere Dotterhaut in ihrer ganzen Ausdehnung lostrennen, sich jedoch längs der Oberfläche des Dotters einbiegen und in die erste Furchungsspalte temporär eindringen.

Herbst[3]) erwähnt das Vorkommen von einer ziemlich widerstandsfähigen, äusseren Grenzmembran in Larvenstadien der Echiniden. „Diese Haut ist offenbar eine der Eihaut analoge Bildung, insofern sie nämlich auf die Grenzschicht der Epithelzellen der Körperoberfläche zurückzuführen ist." Die Grenzschicht des befruchteten Eies und

1) Selenka, E., Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft II. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden, 1883.

2) Fol, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie. Mém. de la Societé de Phys. et d'hist. nat. Genève. 1877—79.

3) Herbst, C., Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. Biol. Centralbl. B. 13, Nr. 1.

namentlich der Furchungsstadien ist sehr ausgeprägt und lässt sich durch Behandlung mit Benzol- oder Chloroformmassen als eine zweite Dotterhaut abheben.

Für das Studium der feineren Verhältnisse des Ectoplasmas auf früheren, namentlich aber auf späteren Entwicklungsstufen sind Schnittpräparate unerlässlich.

Die Fixirung der Eier ist insofern schwierig, als nicht alle Fixirungsflüssigkeiten die Formverhältnisse derselben gehörig beibehalten. Sowohl Flemming's wie Perényi's Flüssigkeiten scheinen die Furchungskugeln gegen einander festzudrücken, so dass sie mit abgeplatteten Seiten dicht einander anliegen, auch wenn sie im Leben rundliche Form gehabt hatten und durch ziemlich weite und tiefe Spalten von einander getrennt waren[1]. Wenn die Protoplasmazerschnürung nicht ganz vollzogen ist, wird die Einschnürung durch die genannten Flüssigkeiten mehr oder weniger rückgängig gemacht. Die ectoplasmatische Schicht tritt unter solchen Verhältnissen nicht mit derselben Deutlichkeit wie im lebenden Materiale hervor.

Osmium konservirt zwar die Zellenformen gut, die Plasmastructuren aber ungenügend. Dagegen kann man beides durch Fixirung in mit Sublimat gesättigtem Meerwasser (15—30 Min.) und Nachhärtung in Alkohol vorsichtig gesteigerter Concentration (event. mit Jodzusatz) erreichen. Durch Chloroform werden die wasserfreien Eier en bloc in Paraffin eingeschmolzen, in ganz dünne Schnitte zerlegt, mit Wasser angeklebt und mittelst der Heidenhain'schen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode gefärbt. Ich wendete diese Färbung jedoch als progressive an, da ein Entfärben sich als schädlich erwies. Nach gehöriger Beizung kamen die Schnitte somit für ganz kurze Zeit ($^1/_2$—2 Min., je nach der Schnittstärke) in die Färbeflüssigkeit; hierauf wurden sie in Wasser abgespült und in Damarharz eingeschlossen.

Ich bin mit dieser Methode der Entwicklung nachgegangen, bis die Zellen im Blastulastadium die Form und die Anordnung eines Cylinderepitheliums angenommen haben. Stets findet man von der betreffenden Ectoplasmaschicht die nach aussen gegen

1) Auf ähnliche Veränderungen bei der Einwirkung der Pikrinsäure hat Fol (l. c. p. 266) aufmerksam gemacht. Diese Erfahrungen scheinen für die Beurtheilung in fixirtem Materiale vorkommenden Zelltheilungsbilder beachtenswerth zu sein.

die Befruchtungsmembran gekehrte Oberfläche jeder Zelle bedeckt, während die gegen die Furchungshöhle gekehrte innere Fläche und die Seitenflächen der Zellen derselben entbehren. Jeder anderer Zusammenhang scheint hier zu fehlen, so dass man unter Umständen die Seitenflächen der benachbarten Zellen durch spaltenförmige Verlängerungen der Furchungshöhle getrennt findet (Figg. 3 und 4).

Die Zellen mögen mehr oder weniger zahlreich sein, immer sieht man die feine ectoplasmatische Linie an der Oberfläche derselben entlang continuirlich von der einen zu der andern Zelle hinübergehen.

Wo die äussere Zellenoberfläche abgeflacht ist, folgt ihr die ectoplasmatische Schicht genau in der ganzen Ausdehnung. Wo sich die äussere Zelloberfläche wiederum rundlich hervorwölbt, findet man immer, dass sich das Ectoplasma, wie schon beim lebenden Materiale für das 2- und 4-Zellenstadium geschildert worden ist, frei über jedes Zelleninterstitium hinüberspannt (Figg. 1, 3 und 4 *Ect'*).

Längs der Kuppe der Wölbung hängt sie eine längere Strecke innig mit dem unterliegenden Theile des Zellenprotoplasmas zusammen (*Ect'*). Dieser Zusammenhang wird durch feine, durch kurze Zwischenräume getrennte, ziemlich regelmässige, faserähnliche Gebilde hergestellt.

Die äussere Randschicht der Zelle bekommt somit ein alveolenähnliches Gefüge. Im Flächenbild betrachtet bietet die Schicht ein reticulirtes Aussehen dar, was vielleicht für die Annahme einer wirklichen Alveolarstructur verwerthet werden kann. Bekanntlich konnte Bütschli[1]) eine solche Alveolarschicht u. a. auch an den Eiern von Toxopneustes nachweisen. Es scheint mir indessen nicht ausgeschlossen zu sein, dass die äussere, membranartige Schicht des Ectoplasmas eine wirkliche Netzstructur besitzt: dafür spricht, dass ich sie auf feinen Durchschnitten nicht als eine continuirliche, sondern als eine feinpunktirte Linie gefunden habe.

Diese Structur und diesen Zusammenhang mit dem unter

1) Bütschli, O., Weitere Mittheilungen über die Structur des Protoplasmas. Verhandl. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, Heft 4, 1891.

liegenden Zellenprotoplasma berechtigt, wie mir scheint, dazu, die Schicht vom morphologischen Gesichtspunkte aus nicht als eine Membran, sondern als ein Ectoplasma zu bezeichnen. Auch wenn sie sich durch Kochsalzbehandlung (oder durch mechanische Einwirkungen, wie Schütteln u. s. f.) künstlich als eine Haut abheben lässt, kann ja dieser Zusammenhang in der Form von reichlicher oder spärlicher vorhandenen, verbindenden Fasern hervortreten.

Das Vorkommen einer Zellentheilung, bei welcher ein oberflächlicher Zusammenhang zwischen den Tochterzellen bestehen bleibt, während eine dieselben trennende Spalte im Uebrigen ausgebildet wird, beansprucht unbedingt schon ein rein cytologisches Interesse. Dieses Interesse wird auch nicht verringert, wenn die fragliche Zelle ein Ei ist, dessen Theilungsproducte diesen Zusammenhang auch während der folgenden Entwicklung behalten[1]).

Hierzu kommt ferner, dass, wie bekannt, gerade die Echinodermeneier mehrfach der Gegenstand experimental-embryologischer Untersuchungen gewesen sind. Dabei scheinen aber die hier geschilderten Verhältnisse gar keine Berücksichtigung gefunden zu haben. Und doch dürfte man nicht fehlen, wenn man dem ectoplasmatischen Zusammenhange zwischen den Furchungszellen eine entwicklungsmechanische Bedeutung zuschreibt. Es scheint mir sogar wahrscheinlich zu sein, dass diese Bedeutung recht hoch anzuschlagen ist.

Bei allen herrschenden Differenzen in Betreff der Entwicklungsmechanik scheint man nämlich so ziemlich darüber einig zu sein, dass zwischen den Furchungszellen eine Art „Beziehung" besteht. Was aber die nähere Beschaffenheit dieser Beziehung anlangt, scheinen die Auffassungen dagegen weit auseinanderzugehen.

Während mehrere Autoren auf diese Frage gar nicht eingehen, scheinen andere einen wirklichen Zusammenhang ausschliessen zu wollen. So bezeichnet Chabry[2]) die Cohäsion

1) Dass dieser Zusammenhang auch im Gastrulastadium bestehen bleibt, was mit den oben angeführten Angaben Selenka's und Herbst's gut übereinstimmt, lässt sich ohne grössere Schwierigkeit konstatiren.

2) Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journal de l'anat. et de la physiologie T. 23, 1887, p. 262.

zwischen den Furchungszellen als ein rein physikalisches Phänomen, etwa mit dem Festhängen des Wassertropfens an einem benetzten Glasstabe zu vergleichen.

Auch Driesch [1]) glaubt, dass die feste Anschliessung der Furchungszellen an einander durch rein physikalische Verhältnisse hervorgerufen wird.

Anderseits lassen Roux' [2]) Erfahrungen in Betreff des Cytotropismus die Möglichkeit einer mehr vitalen Attraction der Furchungszellen zu.

Im Gegensatz hierzu nehmen andere Autoren einen wirklichen, organischen Zusammenhang zwischen den Furchungszellen an. In dieser Richtung spricht sich O. Hertwig [3]) aus.

Noch bestimmter sind für einen directen, organischen Zusammenhang Whitman [4]) und Wilson [5]) eingetreten. Der letztere sagt [1]): „The unity of the normal embryo is not caused by a mere juxtaposition of the cells. — There must be a structural continuity from cell to cell, that is the medium of coordination and that is broken by mechanical displacemente of the blastomeres."

Der von diesen Forschern supponirte organische Zusammenhang zwischen den Furchungszellen existirt nun in dem Echinodermenei: damit ist hier für unsere Vorstellungen über die gegenseitigen Beziehungen der Zellen ein factischer Ausgangspunkt gewonnen.

Wenn also z. B. Driesch, Loeb u. A. in Eiern, die sich im zweizelligen Stadium befanden, durch Schütteln derselben oder dadurch, dass sie diese Eier der Einwirkung von Wärme, stärkerer Salzlösungen u. a. ähnlichen Agentien aussetzten, bei unbeschädigter Befruchtungsmembran je zwei Theil-Blastulae hervorrufen konnten (oder wenn man in Ausnahmefällen derartige

1) Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien VI. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 55, 1892, p. 38.

2) Roux, W., Ueber den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 1, H. 1 u. 2.

3) Hertwig, O., Beitr. z. exp. Morphol. u. Entwickelungsgesch. Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. 44, p. 338.

4) Whitman, C. O., The Inadequacy of the Celltheory of Development. Journ. of Morphology vol. 8, 1893, p. 649.

5) Wilson, E. B., Amphioxus and the mosaic Theory of Development. Journ. of Morphol. vol. 8, 1893, p. 595.

Gebilde ohne jeden experimentalen Eingriff entstehen sieht), so sind diese Missbildungen höchst wahrscheinlich auf entsprechende Trennungen des plasmatischen Zusammenhanges zwischen den Furchungszellen zurückzuführen. Hierüber werden hoffentlich experimentale Untersuchungen in der nächsten Zeit die sichere Entscheidung bringen [1]).

Vielleicht wäre hiermit auch etwas für das Verständniss der scheinbar streitigen Resultate gewonnen, welche in den letzten Jahren an verschiedenem Eimateriale und durch verschiedene experimentale Methoden erhalten worden sind. Es ergäbe sich hieraus z. B. ohne weiteres, dass die Schüttelmethode, wodurch die Zellen getrennt und die Anstichmethode, wodurch ein oder mehrere Zellenkerne — eventuell ohne Dislocation der Zellen — abgetödtet werden, unter Umständen ganz verschiedene Resultate geben können.

Es wäre gewiss unrichtig, wollte man die an den Echinodermeneiern gewonnenen Erfahrungen ohne weiteres für andere Eier verwerthen. Man findet indessen in der Literatur vereinzelte Angaben, welche sich auf ähnliche Verhältnisse bei gewissen anderen Eiern beziehen. So hat z. B. Sedgwick [2]) u. A. bei Peripatuseiern ein die Zellen verbindendes Protoplasmanetz beschrieben. Auch innerhalb der Gruppen der Elasmobranchier und Vögel meint Sedgwick [3]) einen derartigen Zusammenhang gefunden zu haben. Dies alles fordert unbedingt dazu auf, die Möglichkeit eines protoplasmatischen Verbands zwischen den Furchungszellen mehr zu berücksichtigen, als es im Allgemeinen bisher geschehen zu sein scheint.

Upsala im Oktober 1895.

1) Nach meiner Rückkehr nach Upsala hatte Prof. Théel die grosse Freundlichkeit, mir frisches Material zugehen zu lassen. Meine Hoffnungen, an diesem die experimentale Prüfung dieser Frage in Angriff nehmen zu können, scheiterten leider daran, dass die Periode der Geschlechtsreife des Echinus miliaris damals schon zu Ende war.

1) Sedgwick, A., The Development of the Cape Species of Peripatus part. II. Quart. Journ. of micr. sc. vol. 26, 1886.

2) Spencer, H., Die Unzulänglichkeit der „natürlichen Zuchtwahl". Biol. Centralbl. Bd. XIII, Nr. 24, p. 749—50.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Fig. 1, 3 und 4. Schnitte durch Eier auf 2-zelliger Stufe, resp. früher (Fig. 3) und später (Fig. 4) Blastulastufe. Mit Sublimat gesättigtes Meerwasser; Heidenhain's Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung ohne Entfärbung. Zeiss Apochr. 2 mm. Apert. 1,30. Hom. Imm., Comp. Oc. 8, Tubusl. 160 mm.

Fig. 2. Ganzes Ei auf 4-zelliger Stufe, concentrirtes Meerwasser; $^1/_4$ % Osmium und D:O; Methylenblau. Zeiss Apochr. 4 mm, Apert. 0,95, Comp. Oc. 8, Tubusl. 160 mm.

Bfr = Befruchtungshaut. *Ect* und *Ect'* = Ectoplasma.

(Aus dem II. anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton.

Von

Erik Müller.

Hierzu Tafel III und IV.

Im Biologischen Centralblatte Bd. XIV, No. 17, 1894, findet man eine Mittheilung von Gustav Wolff: „Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung," welche wohl geeignet ist die Aufmerksamkeit biologischer Forscher auf sich zu lenken. Der betreffende Verfasser berichtet nämlich hier über experimentale Versuche, welche er betreffs der Linsenregeneration angestellt hat, und welche zeigen, dass die Linse bei der Larve sowohl wie bei der erwachsenen Form von Triton taeniatus „einige Monate" nach ihrer Entfernung wieder hergestellt ist. Weiter folgt die Staunen erregende Angabe, dass diese Regeneration von dem Irisepithel ausgehe. Wolff sagt nämlich: „das innere epitheliale Blatt der Iris verliert sein Pigment, welches von massenhaft herbeieilenden Leukocyten fortgetragen wird, am Pupillarrande wuchert das Epithel, aus diesen Wucherungen entsteht am oberen Rande der

Pupille ein Linsensäckchen und aus diesem Linsensäckchen bildet sich — nunmehr nach vererbtem Typus — die vollständige normale Tritonlinse".

Bei meinem Aufenthalte im verflossenen Sommer in der zweiten anatomischen Anstalt in Berlin wurde durch Herrn Professor Oskar Hertwig meine Aufmerksamkeit auf diese Angaben gelenkt. Herr Professor Hertwig schlug mir auch vor, eine Kontrolluntersuchung anzustellen, über welche ich hier Bericht ablegen will.

Ich muss gestehen, dass ich mich für die oben referirten Wolff'schen Angaben wohl sehr interessirte, mich aber auch sehr skeptisch gegen sie verhielt. Die moderne Lehre von der Regeneration, nach welcher ein Gewebe oder ein Organ nur aus gleichartigen Anlagen hervorgeht, sowie die viel angenommene Lehre von der Specificität der Gewebezellen standen ja zu den obengenannten Beobachtungen in schroffem Gegensatz. War es doch möglich, dass bei der Operation, durch welche die Linse weggenommen wurde, Theile zurückgeblieben sein konnten, und dass hierdurch eine Regeneration sich erklären liesse. Die erste Wolff'sche, sehr summarische Mittheilung entbehrt nämlich der Abbildungen, welche diese wichtige Entdeckung bestätigen könnten. Nachdem ich mit meiner Arbeit begonnen, fand ich [1] Wolff's ausführliche Mittheilung über seine wichtige und interessante Entdeckung. Der Verfasser beschreibt hier die regenerative Entwicklung der Linse ausführlich, klar und deutlich; er liefert auch Bilder, welche leider, wie mir scheint, nicht zahlreich genug sind, um eine so wichtige Erscheinung, wie die genannte Linsenregeneration für den Leser ganz klar zu machen.

Durch die Untersuchung, die ich über die regenerative Entwicklung der Linse angestellt habe, hat meine Ansicht über dieselbe eine vollständige Veränderung erfahren, denn ich kann die Richtigkeit der Wolff'schen Entdeckung, wie sie oben formulirt ist, vollständig bestätigen. Der grossen Bedeutung wegen, welche die Frage hat, will ich hier einen ausführlichen Bericht über die Entwicklungsvorgänge mittheilen, welche die Erfolge einer Linsenexstirpation sind. Die

1) Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. I. 1895.

beigefügten Abbildungen, welche die Vorgänge beleuchten, werden hoffentlich Jedem den Sachverhalt klar machen.

Ich habe Triton als Untersuchungsobjekt benutzt. Die Larven waren von 3—6 cm Länge. Die Operation, wodurch ich die Linse entferne, führe ich in folgender Weise aus. Das kleine Thierchen wird in ein nasses Tuch bis zum Kopfe eingewickelt. Hierdurch wird es möglich, das Thier, ohne es zu beschädigen, ruhig halten zu können, was nothwendig ist, da die Operation, mit Hülfe eines Präparirmikroskopes, unter der Lupe ausgeführt wird. Hierauf stecke ich die Spitze eines feinen Messers durch den peripherischen Theil der Cornea und führe von hier aus vorsichtig, die Schneide des Messers stets nach aussen und seinen Rücken gegen die Iris gekehrt, einen Schnitt durch die Cornea, worauf ich die Linse durch einen sehr vorsichtigen Druck auf die Iris entferne. Die Hauptsache hierbei ist, dass der Cornealschnitt so gross wie möglich und ohne Beschädigung der Iris ausgeführt wird. In diesem Falle dringt die Linse, welche, wie aus Fig. 1 hervorgeht, sehr lose hinter der Iris liegt, leicht heraus. Die Beschädigung der Iris, sowie zu starkes Drücken auf den Bulbus müssen vermieden werden. Denn in beiden Fällen ist sehr leicht ein Glaskörpervorfall die Folge, der, wenn er auch nur gering ist, sich doch im Allgemeinen mit einer Retinalablösung verbunden zeigt, wodurch die Operation misslingt und der Bulbus im Allgemeinen der Atrophie anheimfällt. — Die Folgen, welche sich im Auge im Ganzen nach einer in der angegebenen Weise ausgeführten Operation einstellen, sind sehr gering. Schon in den ersten Tagen nach derselben hebt sich die eingefallene Cornea von der Iris ab, und die vordere Kammer stellt sich sehr schnell wieder her. Nach 12 bis 14 Tagen nach der Operation sind die Verhältnisse ungefähr so, wie vor der Operation, von dem Aussehen der Linse und einer unbedeutenden Narbe in der Cornea natürlich abgesehen. In dieser Hinsicht bitte ich die Fig. 1 und 5, von welchen Fig. 1 einen Meridianschnitt durch ein normales Auge, Fig. 5 den gleichen Schnitt durch ein Auge, dreizehn Tage nach der Operation, veranschaulicht, mit einander zu vergleichen. Nur in sehr wenigen Fällen habe ich einen bleibenden Irisprolaps nebst einer Einheilung des Irisrandes in der Cornealwunde erhalten. Ich bemerke dies besonders, und ich beschreibe meine Operationsmethode so

ausführlich, weil die Figuren 3 und 5 der Wolff'schen Arbeit deformirte Augen zeigen, ein Verhältniss, das möglicherweise in der Ausführung der Operation seinen Grund hat.

Ich habe mich ferner bemüht, von den in der beschriebenen Weise operirten Augen ununterbrochene Entwicklungsserien zu erhalten. Einige von diesen Schnitten sind auf Tafel III Fig. 2 bis 9 abgebildet. Damit der Leser die in diesen Abbildungen veranschaulichten Veränderungen gut verstehen möge, habe ich in der Fig. 1 einen Meridionalschnitt durch ein normales Auge wiedergegeben. Ich gehe jetzt zu der Beschreibung der eigenthümlichen Entwicklungsvorgänge in den operirten Augen über, welche in der Bildung einer neuen Linse führen.

Auf einem Meridionalschnitte durch ein Auge, welches von einem Thierchen herrührt, das zwei Tage nach der Operation getödtet wurde, sieht man, wenn man ihn mit einem solchen Schnitt durch ein normales Auge vergleicht, dass die Cornea, mit Ausnahme der Stelle der Cornealwunde, welche sich direkt vor der Pupillenöffnung befindet, verdickt ist. Die Iris prolabirt und die Tiefe der vorderen Kammer ist ziemlich gering. Von der Linse sieht man nichts; die Pupillaröffnung ist von einer fibrinösen Masse mit eingelagerten Leukocyten erfüllt. In ihrem Baue bietet die Iris dasselbe Aussehen, wie im normalen Auge, dar: auf ihrer vorderen Seite sieht man das schmale Stroma, auf der hinteren das Epithel, welches aus zwei Blättern besteht: einem vorderen, in seiner ganzen Ausdehnung pigmentirten, welches sich direkt in das Retinalpigmentepithel fortsetzt, und einem hinteren, von platten Zellen aufgebauten, welches gegen die Peripherie hin das Pigment verliert, um sich so in die eigentliche Retina fortzusetzen. Beide Blätter sind so stark pigmentirt und liegen so dicht an einander, dass sehr dünne Schnitte erforderlich sind, um sie von einander getrennt sehen zu können. Von dem grössten Gewicht ist es, dass in diesem Schnitte, ebensowenig wie in den übrigen der Serie, keine Spur von Linsenresten zu sehen ist: die Linse ist im Ganzen durch die Cornealwunde herausgetreten.

Ungefähr dieselben Verhältnisse bietet ein Auge am dritten Tage nach der Operation dar. Die vordere Augenkammer fängt hier indessen an, sich wieder herzustellen. Der hintere Theil der Iris hat sich von der Cornea zurückgezogen: der vordere

adhärirt noch in der Cornealwunde. Keine Spur von etwaigen Linsenresten zu sehen. Ziemlich viele Leukocyten befinden sich in dem Fibrinkoagulum der Pupillaröffnung, sowie auch in der Nähe der Iris.

Das nächste Stadium — vier Tage nach der Operation — bietet sehr beachtenswerthe Verhältnisse dar. Die Cornealwunde ist noch vorhanden, aber mit einem Granulationsgewebe ausgefüllt. Die Iris zieht jetzt die Hauptaufmerksamkeit auf sich. Sie ist nämlich ziemlich verdickt. Untersucht man sie bei stärkerer Vergrösserung, so sieht man, wie diese Verdickung besonders den epithelialen Antheil getroffen hat, während das Irisstroma ziemlich unverändert geblieben zu sein scheint. Im Epithel kann man jetzt die beiden Blätter deutlich sehen. Hie und da im Pupillartheile haben sich die Blätter von einander getrennt. Die betreffenden Zellen sind höher geworden, und in dem inneren Blatte fängt das Pigment zu schwinden an.

Noch deutlicher treten die obengenannten Veränderungen: die Verdickung des epithelialen Theils der Iris und der Pigmentschwund in dem inneren Blatte in einem Auge (Fig. 2) fünf Tage nach der Operation hervor. Die Iris hat sich hierbei nahe ganz von der Cornea zurückgezogen.

Aus den Resultaten, die durch das Studium der obengenannten Schnittserien gewonnen worden sind, gehen zwei wichtige Thatsachen hervor; erstens: dass durch die Operation, so ausgeführt, wie sie oben beschrieben worden ist, keine Spur von Linsenresten zurückgelassen, wie zahlreiche, unmittelbar nach der Operation ausgeführte Untersuchungen dargethan haben; zweitens dass ziemlich schnell, schon in den ersten Tagen nach der Linsenexstirpation, wichtige Veränderungen in dem Irisepithel auftreten, die zur Folge haben, dass besonders das innere Blatt an Mächtigkeit gewinnt und dass gleichzeitig die Zellen ihr Pigment verlieren. Wir werden in dem Folgenden sehen, welche wichtigen regenerativen Veränderungen hierdurch eingeleitet werden.

Das nächste Stadium, das ich zeigen will, ist das am zehnten Tage nach der Operation (Fig. 3). Die Veränderungen

im oben genannten Sinne sind jetzt noch weiter vorgeschritten. Die Iris hat sich noch mehr von der Cornea zurückgezogen. Das Pigment ist von dem inneren Irisblatt ganz verschwunden, und dieses besteht jetzt überall aus hohen cylindrischen, schön protoplasmatischen Zellen. Die Spalte zwischen den beiden Irisblättern tritt sehr deutlich hervor. In der Spalte, ebenso in den Epithelbändern und in der Nähe der Iris finden sich zahlreiche Leukocyten, mit Pigment vollgepfropft. Besonders die Zellen des Puppillarrandes der Iris sind in sehr lebhafter Theilung begriffen und der Randtheil scheint darum verdickt, aber nicht gleichförmig. Ein Durchmustern der Schnittserie zeigt, dass eine kleine Falte von dem oberen Pupillarrande gegen die Mitte der Pupille hin hervorgesprosst ist. Fig. 3 ist ein Meridionalschnitt, welcher durch die Mitte dieser kleinen Falte (*L*) gefallen ist. Dieses kleine faltenförmige Säckchen ist die erste Anlage der entstehenden Linse.

In Schnittserien von Augen elf Tage nach der Operation findet man die Iris im Ganzen bedeutend verdickt: namentlich ist der Randtheil, wo die beiden Irisblätter zusammenstossen, sehr angeschwollen. Von besonderem Interesse ist es zu constatiren, dass die obengenannte faltenförmige Ausbuchtung in diesem Stadium noch grösser geworden ist. Fig. 4 zeigt einen Querschnitt gerade durch den mittleren grössten Theil dieser blasenförmigen Falte, die mit dem Irisrande noch durch einen breiten Stiel zusammenhängt, welcher dadurch gebildet wird, dass sich die vordere Wand der Blase in die vordere, die hintere in die hintere Irislamelle hinein fortsetzt. Im Inneren ist ein deutliches Lumen zu sehen, welches mit der ursprünglichen Spalte der Iris communicirt. Die Zellen der Blase theilen sich, nach den zahlreichen mitotischen Kerntheilungsfiguren zu urtheilen, häufig. In Fig. 10 ist die von dem oberen Pupillenrande hervorsprossende Linsenblase bei stärkerer Vergrösserung dargestellt.

Zwei Wochen (Fig. 5, 11, 12) nach der Operation hat die oben beschriebene Linsenblase (*L*) bedeutend an Grösse zugenommen. Sie erfüllt jetzt mehr als die Hälfte der Pupille. Ihre Gestalt ist schön abgerundet. Doch hängt sie noch, wie aus dem Querschnitte hervorgeht, durch einen deutlichen Stiel von dem oben beschriebenen Aussehen mit dem Irisrande zusammen. Von grossem Interesse ist aber die Umgestaltung, welche sie zu

erleiden angefangen hat. Die hintere Wand hat sich nämlich auf Kosten des Lumens bedeutend verdickt, und die vordere ist viel dünner geworden. Die Fig. 5, 11 und 12 zeigen diese Verhältnisse sehr deutlich. Es hat also diese aus dem Irisepithel hervorsprossende Linsenblase angefangen ganz dieselben Entwicklungsvorgänge, wie die auf gewöhnlicher Weise aus dem Hornblatt hervorgehende Linse, durchzumachen. Die übrigen Theile des Auges in diesem Stadium sind ebenfalls der Aufmerksamkeit werth. Wie aus Fig. 5 hervorgeht, hat die Cornea, von der kleinen Narbe (*c*) der nun geheilten Wunde abgesehen, ganz dasselbe Aussehen wie vor der Operation; die vordere Kammer ist wieder hergestellt, und die Iris hat ihren alten Platz eingenommen. Besonders auffällig ist es auch, dass der epitheliale Theil der Iris in seiner ganzen Ausdehnung, namentlich aber besonders in dem Randtheile, noch verdickt ist.

Die in den vorhergehenden Zeilen beschriebenen Entwicklungsvorgänge, welche sich vom 10. bis 15. Tage abspielen, sind für die ganze regenerative Linsenentwicklung von der grössten Bedeutung. Fassen wir jetzt die beschriebenen Entwicklungsvorgänge zusammen, so finden wir, dass das Irisepithel ziemlich bald nach der Entfernung der Linse Veränderungen zu erleiden anfängt, welche in der Hervorbringung einer typischen, embryonalen Linsenblase gipfeln. Beide Blätter der Iris, namentlich aber das innere, verdicken sich durch Zunahme an Grösse und Zahl der Zellen. Gleichzeitig findet in dem inneren Blatt eine Veränderung statt, indem das Epithel von einem differenzirten in ein mehr embryonales übergeht, dadurch, dass das Pigment aus den Zellen schwindet, von den Leukocyten fortgetragen wird und schön ausgebildete protoplasmatische Zellen in diesem inneren Irisblatte hervortreten. Dieser Pigmentschwund dehnt sich auch auf den Rand und ein Stückchen in die äussere Lamelle hinein aus. Die ursprüngliche Beschaffenheit der Iris, wie der ganze embryonale Augenbecher, von zwei durch eine Spalte getrennten Blättern, wird eine Folge von diesen Entwicklungsvorgängen. Nachdem diese Veränderungen in den ersten Tagen nach der Operation stattgefunden haben, schlägt der proliferirende Irisrand eine bestimmte Entwicklung ein, welche zur Bildung einer sehr deutlichen embryonalen Linsenblase führt. Von einem, wie alle von mir untersuchten Fälle gezeigt, bestimmten

Punkte, nämlich von dem oberen Theile der Iris, sprosst eine Blase hervor, welche sich, indem sie in die Pupillaröffnung hervorwächst und sich dabei immer mehr von dem Rande abschnürt, durch ihre ganze Gestaltung als Linsenanlage ankündigt.

Von dem grössten Interesse, wie auch Wolff hervorhebt, ist es, dass diese Bildung immer aus dem oberen Pupillarrande hervorgeht. Die mechanische Erklärung dieses Verhältnisses scheint mir so zu sein: dass namentlich die Zellen im Randtheile sich bedeutend vermehren und darum innerhalb der gewöhnlichen Grenzen der Iris nicht Platz finden können. Der Randtheil der Iris muss sich also vergrössern, was am einfachsten durch eine Faltenbildung erreicht wird. Die Erklärung der Prädilectionsstelle dieser Faltenbildung an dem oberen Pupillarrande finde ich, wie auch Wolff, in der Wirkung der Schwerkraft auf die obersten Zellen. Um die Richtigkeit dieser Annahme durch einen exakten Versuch darzuthun, habe ich verschiedene Experimente angestellt, die Thiere nach der Operation in einer anderen Lage zu fixiren. So habe ich durch die Fixirung der Extremitäten an Korkplatten die Thiere in der Rückenlage schwimmend zu erhalten gesucht, aber ohne Erfolg, und ebenso misslang es mir auch, sie nach der Operation in vertikalen Röhrchen lebend zu erhalten. In beiden Fällen starben die Thierchen am nächsten Tage.

Dass die oben beschriebene von dem oberen Irisrande hervorragende Neubildung sich zu einer wirklichen Linse entwickelt, kann man schon aus ihrem jetzigen Aussehen schliessen, übrigens wird es durch die spätere Entwicklung, wie ich unten beschreiben will, bewiesen. Dass ihr Entstehen aus dem Irisepithele in der Weise geschieht, wie ich es oben geschildert habe, wird, hoffe ich, einem jeden klar werden, welcher die auf der Tafel mitgetheilten Fig. 2—5 genügend studirt. Ich würde den zwischenliegenden Stadien noch mehrere Bilder beifügen, wenn ich nicht fürchtete, den Raum des Archivs allzuviel in Anspruch zu nehmen. — Jetzt wollen wir die weiteren Entwicklungsvorgänge studiren, durch welche aus der oben beschriebenen Linsenanlage eine wirkliche Linse hervorgeht.

In dem Auge eines Thierchens, welches am 18. Tage nach der Operation getödtet wurde, hat sich die neue Linse noch mehr entwickelt (Fig. 6, 13). Ich sage „neue Linse", denn jetzt

bietet diese Neubildung ganz deutliche Linsencharactere dar. Sie besteht aus einem vorderen cylindrischen oder cubischen Epithel (Fig. 13 *A*) und einem hinter diesem belegenen spindelförmigen Körper (*B*), welcher theils von den Zellen der ursprünglichen hinteren Wand der Linsenblase, theils von an diese angelagerten ausgezogenen Zellen, welche durch Verlängerung der cylindrischen Zellen des vorderen Epithels im Linsenäquator (*E*) entstanden, aufgebaut sind. Jene verlaufen wenigstens in der Mitte ziemlich direct von hinten nach vorn. Diese erstrecken sich in concentrischen Bogen vom hinteren Pole nach dem vorderen. Das ursprüngliche Lumen der Blase ist in eine enge Spalte verwandelt. Diese neue, durch Regeneration entstehende Linse entwickelt sich also ganz so wie die gewöhnliche, aus dem Hornblatte hervorgehende. In diesem Stadium hängt sie noch mittelst eines dünnen Stieles mit dem Irisrande zusammen. Beide Irisblätter setzen sich in die Linse hinein fort (Fig. 6). Was übrigens die Iris betrifft, so sieht man, dass sie noch verdickt ist. Die beiden Blätter sind noch deutlich zu unterscheiden. Das innere ist aber schon wieder etwas pigmentirt.

Die weiteren Vorgänge der Linsenentwicklung bestehen in einer stetig fortschreitenden Grössenzunahme durch appositionelles Wachsthum, welche Hand in Hand mit der Abschnürung der Linse von dem Irisrande geht. Die Linse liegt zuletzt als ein grosser kugeliger Körper ganz frei in dem Pupillarloche (Fig. 7). Die vollständige Abschnürung derselben von dem Irisrande findet ungefähr drei Wochen nach der Exstirpation statt. In Fig. 7, welche einen Meridionalschnitt durch ein Auge 21 Tage nach der Operation darstellt, ist diese Abschnürung beendet. Die runde, ganz symmetrisch im Pupillarloche liegende Linse besitzt jetzt ein vorderes Epithel von cubischen Zellen, welche im Linsen-Aequator im Begriffe sind, sich in Fasern umzuwandeln. In dem übrigen Linsenkörper kann man den innersten Theil, wo die Kerne zu schwinden anfangen, von dem peripheren, aus concentrischen Zellen aufgebauten unterscheiden.

Die Fig. 8 und 14 zeigen, wie die neugebildete Linse 30 Tage nach der Operation aussieht. In dem Inneren hellt sich die Linse durch das Verschwinden der Zellkerne immer mehr auf. Was die übrigen Theile des Auges betrifft, so nimmt die Iris ihr gewöhnliches Aussehen mehr und mehr wieder an. In

dem inneren Blatte platten sich die Zellen ab und werden mehr und mehr pigmentirt.

Die weiteren Entwicklungsstadien, wie sie sich nach obengenannter Zeit (30 Tage nach der Operation) darbieten, sind von geringerem Interesse. Das Wachsthum der Linse durch Apposition von neugebildeten Zellenschichten vom Aequator her findet allmählich statt. Mehr und mehr hellt sich das Innere der Linse auf. In Fig. 9 und 15, welche die Linse nach 40-tägiger regenerativer Entwicklung zeigen, sieht man, dass die Kerne von den centralen drei Fünfteln der Linse verschwunden sind und dass dieser Theil daher ganz hell ist. Nur die Verschiedenheit in der Grösse unterscheidet die Linse in diesem Stadium von der völlig ausgebildeten.

Sechzig Tage nach der Operation ist die Linse so weit entwickelt, dass man sie nicht von einer durch die gewöhnliche Entwicklung entstandenen unterscheiden kann. Ist das betreffende Auge gut operirt worden, so giebt es nichts, was andeutet, dass die ganz normal aussehende Linse auf eine andere Weise als in dem anderen unoperirten Auge entstanden ist. Die Grösse, die Structur, das Verhältniss zu den umgebenden Theilen sind ganz so wie in nicht operirten Augen. Wenn ich nicht fürchtete, die Tafeln des Archivs zu sehr zu überladen, so könnte ich von dieser neuentstandenen Linse noch viele schöne Bilder beifügen. Hoffentlich wird aber die Fig. 9 genügen, um den Leser davon zu überzeugen, dass bei Triton durch die oben genannte regenerative Entwicklung eine ganz normale Linse entsteht.

Aus der hier mitgetheilten Untersuchung geht also hervor, dass sich bei Triton nach der Exstirpation der Augenlinse eine neue Linse von ganz demselben Aussehen, wie die alte, in kurzer Zeit entwickelt. Das innere Blatt der Iris verliert sein Pigment; die Zellen werden cylindrisch und protoplasmatisch. Auch die dem Rande am nächsten belegenen Zellen des äusseren Blattes erleiden diese Veränderung, und so zeigt die Iris ziemlich bald nach der Operation einen pupillaren verdickten, aus zwei ineinander übergehenden Epithellamellen bestehenden Randtheil. Durch das fortschreitende Wachsthum dieses Randtheils wird in dem oberen Rande der Iris eine kleine Falte

gebildet, welche gegen die Mitte der Pupille hin wächst. Diese Falte nimmt bald die Form einer Blase an, welche durch einen Stiel mit dem Mutterboden, dem Irisepithel zusammenhängt. In ganz derselben typischen Weise wie die gewöhnliche Linsenblase sich nach ihrer Abschnürung aus dem Hornblatte zur Linse ausbildet, entwickelt sich jetzt die in der obengenannten Weise aus der Iris enstandene Blase zu einer Linse von gewöhnlichem Aussehen.

Meine Untersuchungen stimmen also, was die allgemeinen sowohl wie die speciellen Resultate betrifft, ganz, wie ich schon am Anfang dieses Aufsatzes gesagt habe, mit denjenigen Wolff's überein.

Stockholm, den 26. October 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III und IV.

Sämmtliche abgebildete Augen stammen von Thierchen, welche in Sublimatpikrinessigsäure fixirt, mit Boraxcarmin gefärbt und nach Paraffineinbettung in tadellose Schnittserien zerlegt worden sind. Fig. 1—9 sind mit Zeiss Apochromat 16,0 mm Comp. Oc. 4 und Camera, Fig. 10—14 mit Zeiss Apochromat 8 mm, Comp. Oc. 8 gezeichnet. Die verschiedene Grösse der Augen rührt von der verschiedenen Grösse der betreffenden Thierchenh er.

Fig. 1. Meridionalschnitt durch ein normales Auge von einer Tritonlarve.

Fig. 2. Meridionalschnitt durch ein Auge, fünf Tage nach der Operation. C = Cornealwunde, I = verdickte Iris.

Fig. 3. Meridionalschnitt durch ein Auge, zehn Tage nach der Operation. L = Linsenanlage.

Fig. 4. Meridionalschnitt durch ein Auge, zwölf Tage nach der Operation. L = Linsenblase.

Fig. 5. Meridionalschnitt durch ein Auge, dreizehn Tage nach der Operation. L = Linsenblase, C = geheilte Cornealwunde.

Fig. 6. Meridionalschnitt durch ein Auge, achtzehn Tage nach der Operation. L = in Bildung begriffene Linse.

Fig. 7. Meridionalschnitt durch ein Auge einundzwanzig Tage nach der Operation.

Fig. 8. Meridionalschnitt durch ein Auge, dreissig Tage nach der Operation.

Fig. 9. Meridionalschn. durch ein Auge, vierzig Tage nach der Operation.

Fig. 10, 11, 12, 13, 14, 15 stellen die Linsenanlagen und die neugebildeten Linsen nach 12, 13, 15, 18, 21 und 40 Tage nach der Operation dar. I = Durchschnitt durch die Iris. A = vordere, B = hintere Wand der Linsenanlage.

(Aus dem anatomischen Institut in Rostock.)

Beiträge zur Histologie des Menschen.

Von

Fr. Reinke.

Hierzu Tafel V.

Einleitung.

In vorliegenden Beiträgen gestatte ich mir eine Reihe von Beobachtungen vorzulegen, die alle an frisch conservirtem, mit den besten und neuesten Methoden der Technik gewonnenem menschlichen Material angestellt sind. Namentlich steht mir ein 25jähriger äusserst kräftiger Hingerichteter zur Verfügung, ausserdem aber noch einige andere Männer in besten Lebensjahren. Zudem habe ich noch einiges gelegentlich gewonnenes Material herangezogen. Ohne Zweifel ist es Sache des Glückes, wenn einem Anatomen so schöne Objekte in die Hand fallen, und diesem Umstand gegenüber kann ich mein Verdienst nur gering anschlagen, das vielleicht darin bestehen mag, dass ich mir grosse Mühe gegeben habe, dies Material sehr sorgfältig und mannigfaltig zu behandeln und, wie es sich für Jemanden, der sich etwas mit der Zelle vertraut gemacht hat, fast von selbst versteht, die gemachten Beobachtungen einer möglichst strengen Kritik zu unterwerfen. Dabei liegt mir eine unfruchtbare Kritik, die alles Neue für unwahrscheinlich hält, gänzlich fern, aber auf einigen Gebieten, wie z. B. der Glia, werde ich nicht umhin können etwas energischer vorzugehen, um den Beobachtern zum Siege zu verhelfen, die die Golgi'sche Methode, ungeblendet durch die neueren grossen Erfolge, für die Untersuchung des Glia, als nicht stichhaltig ansehen können.

Selbstverständlich können und sollen diese Beiträge keine zusammenfassenden Darstellungen sein, vielmehr wird sich jeder Theil mit einem beliebig gewählten Objekt beschäftigen; es ist das ein Nachtheil gegenüber systematischen Arbeiten, allein bei so seltenen und kostbaren Objekten, wie die hier vorliegenden, wüsste ich nicht recht, wie man ihn vermeiden wollte.

I. Theil.

Ueber Krystalloidbildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens.

Die interstitiellen Zellen des Hodens des Menschen und der Säugethiere sind seit lange bekannt und genau beschrieben. V. Kölliker hat sie entdeckt, Leydig beim Eber und Hengst genauer untersucht. Ferner liegen u. A. von v. Ebner und Waldeyer Untersuchungen darüber vor. v. Kölliker hält sie für Bindegewebszellen, Waldeyer bezeichnet sie als Perithel der Gefässe. Auch bei der Eidechse hat man sie gefunden. Am Genauesten hat sie wohl Henle gekannt. Er beschreibt sie in seinem Handbuch 2. A. Bd. II S. 384 wie folgt:

„Neben den Blutgefässen, meistens dem Verlaufe derselben folgend und von denselben durchzogen, füllt die Zwischenräume der Samenkanälchen eine Zellenmasse von räthselhafter Bedeutung aus. Die Zellen sind feinkörnig, aneinander abgeplattet und zuweilen regelmässig vierseitig; die Kerne, die sie in ein- oder mehrfacher Zahl einschliessen, unterscheiden sich durch die gleichförmige und geringe Grösse (0,003 mm), die kugelige Gestalt und das überall sichtbare centrale Kernkörperchen deutlich von den mannigfaltigen Kernen des Inhalts der Samenkanälchen. Die Form der Anhäufungen, in welchen diese Substanz erscheint, wird von der Form der Zwischenräume der Samenkanälchen bestimmt; oft werden sie allein von der Wand der Samenkanälchen begrenzt, oft von Bindegewebsbündeln umschlossen; man sieht sie als zusammenhängendes Netz zwischen den Samenkanälchen oder in vereinzelten cylindrischen, nach beiden Seiten zugespitzten Strängen. Wo die Substanz grössere Massen bildet, ist sie in Läppchen abgetheilt. Mitunter fallen die Züge dieser Zellen auf durch Körner und Klümpchen eines gelblich rothen, dem unlöslich gewordenen Blutfärbstoff ähnlichen Pigments, womit sie stellenweise bedeckt sind. Da sich diese Zwischensubstanz, wenn auch in ungleicher Menge, in allen menschlichen und Säugethiertestikeln findet, die sich durch vorgeschrittene Entwicklung der Spermatozoiden auszeichnen, so muss man sie für einen wesentlichen Bestandtheil der Drüse halten, obgleich der Antheil, den sie an den Vorrichtungen derselben nimmt, dunkel bleibt. . . . Sie dem Bindegewebe zuzuzählen, ist nur dadurch möglich, dass man den Begriff des Bindegewebes willkürlich nach den Elementen ausweitet, die man unter diesem Namen unterzubringen für gut findet."

Ich bin weit entfernt von dem Glauben, im Folgenden das Räthsel dieser Zellen aufklären zu können, aber ich möchte annehmen, dass der Befund, den ich an ihnen machte, vielleicht in Zukunft im Stande sein wird, auf die richtige Spur zu führen.

Die Hoden des 25jährigen Hingerichteten wurden wenige Minuten nach dem Tode, also noch ganz warm, herausgenommen, sie waren gross und prall. Stückchen wurden in absolutem Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit, Hermann'sches Gemisch, Sublimat, Zenker'sche Lösung eingelegt, und weiterhin rationell behandelt. Von diesem conservirten Material wurden einmal Zupfpräparate gemacht (frische Zupfpräparate konnten wegen der bedrängten Zeit nicht angefertigt werden). Sodann wurden die Stücke in Paraffin gebettet und die Schnitte mit Eiweissglycerinwasser aufgeklebt. Als Färbungen dienten Delafield's Hämatoxylin, Alaunkarmin, M. Heidenhain's Hämatoxylin, Weigert's Fibrinfärbung, Jodhämatoxylin nach Lubarsch, Bergonzinische Lösung, Saffranin-Gentiana-Orange, Bleu de Lyon-Saffranin. Die Samenfädenbildung in den Hodenkanälchen ist eine ganz excessive, wie man sie sonst wohl nur bei Thieren sieht, die bekannten Phasen der Mitosen gut erhalten und in ungeheurer Menge vorhanden.

Die interstitiellen Zellen sind ähnlich, wie es Henle beschreibt, in grossen Mengen vorhanden, an einzelnen Stellen zeigen sie deutliche Mitosen. Einige sind stärker tingirbar wie die übrigen, an manchen Stellen erscheinen sie wie zerfallen. Sehr auffallend ist, dass sie umspült werden von reichlicher Lymphe, die das zwischen den Samenkanälchen liegende Gewebe ausfüllt. Ich stimme darin Henle durchaus bei: „dass die zeitlichen Schwankungen des Volumens der Hoden bei einem Individuum in der wechselnden Füllung des interstitiellen Gewebes liegt, das, wie auch die entzündlichen Anschwellungen der Drüsen lehren, durch seine Lockerheit sehr geeignet ist, anschauliche Unterschiede der Infiltration zu zeigen" und „dass es nur auf einem Vorurtheil beruht, dass, wie eine sehr verbreitete und scheinbar plausible Ansicht meint, diese Schwankungen von wechselnder Füllung der Drüsenkanälchen herrühren und das Volumen des Testikels sich in Folge eines Samenergusses vermindere."

Mit der Weigert'schen Fibrinfärbung sowie mit Saffranin, besonders scharf aber auch mit der M. Heidenhain'schen Hämatoxylinfärbung[1]) zeigten sich in den interstitiellen Zellen eine grosse

1) Ich empfehle aufgeklebte Schnitte von in Alk. absol. möglichst frisch conservirtem Hoden nach der M. Heidenhain'schen Methode in einer halben Stunde zu färben.

Menge von intensiv färbbaren Körpern, die grosse Aehnlichkeit mit Krystallen haben. Sie liegen aber nicht nur in den Zellen, sondern dort, wo diese zu zerfallen scheinen, auch ausserhalb der Zellleiber im Bindegewebe und der genommenen Lymphe. Wo aber die Zellen spärlicher sind und gut in ihren Contouren kenntlich, liegen sie allemal in den Zellen selbst. Ausserdem erscheint sehr auffallend, dass dort, wo diese Bildungen massenhaft sich finden und die Zellen verfallen erscheinen, allemal die Lymphe sich intensiv färbt, genau wie die Krystalle. Dies Verhalten habe ich in Fig. 1, wo nur ein Theil des Inhalts der Samenkanälchen ausgezeichnet ist, möglichst getreu und nicht schematisirt wiedergegeben. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt diese Zellen mit Krystalloiden Fig. 2 und schliesslich an Zupfpräparaten nach Zertrümmerung der Zellen die Krystalloide und zwar ungefärbt Fig. 3.

Nach den Untersuchungen, die ich anstellte, muss ich sie für eiweissartige Krystalloide halten, wie sie in der Pflanzenwelt weit verbreitet vorkommen und auch im Thierreich mannigfaltig beobachtet sind.

Sie sind zuerst entdeckt von dem Botaniker Th. Hartig[1]) im Jahre 1856 (er wies auch nach, dass sie aus eiweissartiger Substanz bestehen). F. Cohn[2]) fand 1860, dass derartige Krystalle in Wasser bis zu einem gewissen Maximum aufquellen, ohne ihre Gestalt und ihre Eigenschaften zu verlieren, und dass sie beim Eintrocknen auf ihre frühere Grösse zurückkommen. Diese Eigenschaften, im Gegensatz zu andern Krystallen, sind charakteristisch für organisirte Zellbildungen.

Die berühmteste Untersuchung stammt von Nägeli[3]). Nach ihm unterscheiden sich die Krystalle der Paranuss von gewöhnlichen Krystallen derartig, dass er sie Krystalloide nennt. Diese Unterschiede sind folgende:

1) Die Unbeständigkeit der Winkel: Winkel, welche nach den Gesetzen des Baus krystallisirter Körper gleich sein sollten, weichen um mehrere Grade ab; auch ändern dieselbe ihre Werthe, je nach dem Medium, in welchem die Krystalloide liegen.

2) Die Krystalloide sind imbibitionsfähig, sie quellen in gewissen Flüssigkeiten um ein Vielfaches ihres Volumens auf, ohne ihre regelmässige Gestalt zu verlieren.

1) Botanische Zeitung 1856.
2) 37. Jahresbericht der schles. Gesellschaft f. vaterländ. Cultur.
3) Sitzungsbericht d. königl. bayr. Akademie der Wiss. 1862.

3) Diese Imbibitionsfähigkeit bedingt ein Wachsthum durch Intussusception, während die Krystalle durch Apposition wachsen.

Weiter gelang es Maschke[1]) im Jahre 1859 derartige Krystalloide künstlich aus einer wässerigen Lösung der Krystalloide der Paranuss darzustellen, was später vielseitig nachgemacht worden ist.

Die chemischen Untersuchungen von Weyl[2]) zeigen, dass die Krystalloide der Paranuss aus dem Vitellin ähnlicher Substanz, die er Pflanzenvitellin nennt, bestehen.

Ausserordentlich genaue Untersuchungen verdanken wir A. F. W. Schimper[3]), „Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen", wo auch die gesammte Literatur incl. der thierischen Krystalloide zu finden ist.

Er sagt zum Schluss: „Die über die Krystalloide bis jetzt festgestellten Thatsachen sind im Wesentlichen folgende: Die Eiweisskörper vermögen zu krystallisiren, ihre Krystalle weichen aber von denjenigen anderer Körper durch ihre Quellbarkeit ab und besitzen wahrscheinlich etwas schwankende Winkel; sie müssen demnach von den gewöhnlichen Krystallen als besondere Kategorie getrennt bleiben und es ist daher zweckmässig, den Namen Krystalloide für sie aufrecht zu erhalten. Die Krystallformen der Proteïnkrystalle gehören mehreren Systemen an, mit Sicherheit sind bis jetzt nur reguläre und heregonal-rhomboedrische Formen erkannt worden. Die regulären Krystalle gehören wenigstens zwei Verbindungen an; die eine, in der Natur vorkommende, scheint kein Metall zu enthalten, die andere, künstlich dargestellte, ist eine Magnesiaverbindung. . . .

Die Doppelbrechung ist sehr schwach, positiv bei den meisten, negativ bei einer Art.

Die Quellung steht in gesetzmässigem Zusammenhang mit der Krystallform; die regulären Krystalloide bleiben sich selbst ähnlich, die rhomboedrischen haben ihr Quellungs-Msximum in der Hauptaxe und erfahren demnach bei Aufquellung Winkelveränderungen. . . .

Die Quellbarkeit und die Löslichkeit der Krystalloide sind nicht an allen Stellen dieselben. Sie nehmen vielmehr von innen nach aussen zu, so dass in schwacher Reagention die Quellung oder die Auflösung in der Mitte beginnt; auch sind in vielen Fällen die Krystalloide, ähnlich wie die Stärkekörner, in Schichten ungleicher Quellbarkeit differenzirt."

Auf das Vorkommen bei thierischen Zellen übergehend, erwähne ich zunächst die niederen Thiere, bei denen sie ausser-

1) Botanische Zeitung 1859.
2) Zeitschrift für physiologische Chemie. 1.
3) Zeitschrift für Krystalloygraphie und Mineralogie Bd. V, 1881.

ordentlich verbreitet zu sein scheinen. Bei Wirbelthieren wurden sie von Baumgärtner 1830 in allerdings unvollkommener Weise als Dotterkörner bei den Batrachiern entdeckt, dann von R. Wagner, Reichert und namentlich J. Müller[1]) beschrieben. Nach ihm sind die Dotterplättchen (der Name stammt von H. Cramer, Müller's Archiv 1848) abgeplattete ovale oder rechteckige Gebilde mit querverlaufenden Linien, die an Schichtung der Stärkerkörner erinnern, sie haben eine Membran und vermehren sich durch Theilung; sodann von C. Vogt, Remark und vor allem von R. Virchow[2]). Er stellt 1853 zuerst durch ihr Verhalten gegenüber Reagentien ihre Eiweissnatur fest. Später scheinen keine eingehenderen Untersuchungen über Krystalloide der Wirbelthiere gemacht worden zu sein, abgesehen von den Untersuchungen von van Deen (Vorläufige Mittheilungen über die Krystallisation der Proteine und anderer organischer Stoffe. Centralblatt für die med. Wissenschaften 1864, p. 355) und ferner der bekannten Arbeit Böttcher's: Farblose Krystalle eines eiweissartigen Körpers aus dem menschlichen Sperma dargestellt. Virchow's Archiv. Bd. XXXII.

Meine Untersuchungen der vorliegenden Gebilde leiden nun insofern an einem grossen Mangel, als dieselben bislang fast gar nicht an frischem, sondern an gehärtetem Material vorgenommen werden konnten. Es scheinen mir deshalb nur die positiven, nicht die negativen Ergebnisse von Belang zu sein, da durch die Gerinnung des Eiweisskörpers sicherlich der Lauf der Untersuchung beeinflusst ist.

Was zunächst die Gestalt derselben betrifft, so erkennt man diese am besten an isolirten, nicht gefärbten Exemplaren, wie Fig. 3 sie in grösserer Menge zeigt. Die Grösse ist schwankend, immerhin beträchtlich, die meisten übertreffen die Grösse der Kerne um ein Vielfaches. Weitaus die Mehrzahl ist länger als breit, öfters zeigen sie Winkel, oft aber auch abgerundete Ecken, einige sind keulenförmig an einer Seite breiter, oft in der Mitte verdünnt. Sehr häufig sind es doppelte und mehrfache Bildungen, die entweder in ganzer Länge getrennt oder nur durch eine

1) Ueber den glatten Hai des Aristoteles. Abh. d. königl. Akad. in Berlin 1840.

2) Ueber die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien. Th. v. Sibold und Kölliker, Zeitschrift für wiss. Zoologie 4.

Linie geschieden sind. Bilder wie Fig. 3a kommen häufig vor, es scheint das auf Schichtung hinzudeuten. Am besten wird man ihre Gestalt aus den beigegebenen Abbildungen erkennen. Bemerkenswerth erscheint noch, dass dieselben sehr häufig krumm und gebogen sind. Biegbarkeit kommt aber auch bei wirklichen Krystallen, z. B. Glimmer und Eisenferidkalium vor, widerspricht also nicht dem krystalloiden Charakter. Auffallend ist ihre intensive Färbbarkeit nach Fixirung mit absolutem Alkohol. In anderen Fixationsflüssigkeiten nimmt dieselbe beträchtlich ab. Am besten und leichtesten färben sie sich mit M. Haidenhein's Hämatoxylin, sehr gut aber auch mit Weigert's Fibrinfärbung und Bergonzini'scher Lösung, weniger gut in Carmin. Diese Färbbarkeit ist auch für die pflanzlichen Krystalloide charakteristisch, ebenso wie bekanntlich die Dotterplättchen sich intensiv färben.

Mit Reagentien habe ich folgende Resultate erzielt:

In 10% Salzsäure, Salpetersäure, Essigsäure sind sie unlöslich und scheinen nicht zu quellen.

In 10% Natron und Kalilauge quellen sie momentan und zwar sehr häufig, aber nicht immer in verschiedenen Axen, dabei bleibt die Gestalt im Wesentlichen erhalten, die Färbbarkeit nimmt enorm ab. Fig. 3 zeigt bei *a* und *c* Krystalloide ohne, bei *b*, *d* dieselben nach Zusatz von Kalilauge.

Alkohol und Aether verändern sie nicht. Ebenso Chloroform, Terpentin, Xylol.

Pepsin, Salzsäure, das Fibrin, in wenigen Minuten löste und das Herr Professor Langendorff die Güte hatte mir zu überlassen, löst sie, ebenfalls in der Kälte, in kurzer Zeit.

Doppelbrechung war mit einem sehr guten Zeiss'schen Instrument nicht zu constatiren[1]).

Jod färbt sie gelb.

10% Kochsalzlösung wirkte 24 Stunden ohne jeden Erfolg ein. Ebenso Speichel.

Weitere Eiweissreaktionen versagten gänzlich.

Dabei hebe ich aber ausdrücklich noch einmal hervor, dass alle diese Reaktionen nur an Alkoholmaterial angestellt wurden. Dagegen fand sich bei einem frisch exstirpirten Hoden eines Tuberculosen Folgendes: Von zwei gleichen Stückchen wurde

1) Diese Untersuchung verdanke ich der Güte des Herrn Professor Nasse.

das eine sofort in Alk. abs. gelegt, es zeigte sehr viele Krystalloide, das zweite wurde erst 24 Stunden in 10 % Kochsalzlösung gelegt und dann in Alkoh. absol. Hier waren alle Krystalloide verschwunden. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass es sich um Globuline handelt.

Ich habe ausser diesen beiden Hoden des 25jährigen Menschen, in denen sie bei sehr verschiedenartigen Fixirungen gleichmässig zahlreich vorkommen, noch 10 Hoden untersucht von Menschen von 15—65 Jahren. In allen kräftigen Hoden mit Spermabildung fand ich sie, wenn auch nur noch einmal in so grossen Mengen wie hier. Auch in alten Carminpräparaten unserer Sammlung (noch aus Merkel's Zeit stammend) sind sie ganz gut zu sehen. Nicht fand ich sie bei dem 15jährigen Jungen und dem 65jährigen Mann. In beiden Fällen fehlten Spermatozoen.

In einem kryptorchischen Hoden mit Atrophie fehlen sie ebenfalls. Ganz auffallend ist, dass diese Krystalloide in tuberculösen Hoden mit oder ohne Spermatozoenbildung oft in grossen Mengen sich finden. Herr Professor Lubarsch hat darüber genauere Untersuchungen angestellt, die er demnächst zu veröffentlichen gedenkt. Derselbe fand ziemlich regelmässig auch an ganz frisch eingelegten normalen Hoden eine zweite Art Krystalloide, die aber ausserordentlich klein sind und wie die allerkleinsten Böttcher'schen Formen an beiden Enden sich verjüngen. Dieselben liegen stets einzeln in den Spermatogonien der Hodentubuli. Ausserdem fand Lubarsch in und zwischen den Zellen der Tubuli ungeheure Menge typischer Charcot'scher Krystalle, niemals oder nur ganz vereinzelt in ganz frischen Hoden, sondern stets in Hoden, die einige Tage nach dem Tode untersucht wurden. Jedenfalls habe ich meine Krystalloide an acht gesunden Hoden kräftiger Männer stets, wenn auch in wechselnder Zahl, gefunden.

Vielleicht wird man erstaunt sein, dass diese Dinge, die an Alkoholpräparaten in Wasser ohne jede Färbung sehr gut und auch an Lackpräparaten mit den gewöhnlichen Färbungen deutlich zu erkennen sind, wie es scheint, gänzlich übersehen sind. Erstens ist es möglich, dass mir doch hier oder dort eine Literaturangabe entgangen ist. Sodann wundere ich mich nicht allzu sehr darüber; da man derartiges nicht erwartete, hat man sie

offenbar für nebensächlich oder als Verunreinigungen angesehen; das kommt ja oft vor, und in manchen Hoden würde ich sie auch nicht gesehen haben, hätte ich nicht speciell darauf geachtet.

Der Befund ist also ganz sicher, und dass wir es hier mit Krystalloiden zu thun haben, glaube ich, ist ebenso zweifellos. Viel schwieriger ist es, etwas über ihre Bedeutung zu sagen.

Am liebsten wäre es mir, mich hierüber vorläufig ganz auszuschweigen. Allein, man muss sich doch irgend etwas dabei denken und so will ich es wagen, meine Ansicht hier gleich auszusprechen, obschon mit aller Reserve, denn die Entscheidung steht jedenfalls dem physiologischen Chemiker, nicht dem Anatomen zu.

Zunächst habe ich daran gedacht, ob sie nicht in Zusammenhang zu bringen seien mit den Charcot-Leyden'schen Krystallen oder den Böttcher'schen Sperminkrystallen, und vielleicht identisch waren mit dem Spermin Poehl. Daran ist aber, wie es scheint, absolut nicht zu denken. Erstens ist die Gestalt eine total andere. Die Charcot'schen Krystalle sind charakterisirt durch sehr spitze Winkel, die bei meinen Krystalloiden niemals vorkommen. Sodann lassen sich jene aus allen möglichen Organen, Lunge, Thymus, Schilddrüse, Milz etc. darstellen, was sich doch schwer mit meinen isolirten Befunden vereinigen lässt. Mit den Böttcher'schen Krystallen haben meine Krystalloide in sofern keine Aehnlichkeit, als die Form eine total andere ist. Sodann treten die Böttcher'schen Krystalle auf beim Eintrocknen der Spermaflüssigkeit oder einer Flüssigkeit, die man aus zerquetschter Hodensubstanz gewinnt. Meine Krystalloide finden sich niemals in Sperma oder den Tubuli, sondern nur in interstitiellen Zellen und zwar im lebensfrischen Gewebe.

Wir haben also im Hoden und seinem Secret je nach der Zeit der Conservirung vier Arten von Krystallbildungen zu unterscheiden: 1) meine Krystalloide, 2) die sehr kleinen Krystalle von Lubarsch, 3) Charcot'sche Krystalle, 4) Böttcher'sche Krystalle. Die ersten beiden Arten finden sich in lebensfrischen Hoden, die letzteren beiden sind postmortale Bildungen, die sich auch aus allen möglichen andern Organen gewinnen lassen.

Man könnte weiter daran denken, dass diese räthselhaften interstitiellen Zellen des Hodens eigenthümliche drüsige Organe

wären und die Bildung von Krystalloiden eine besondere Form der Sekretion vorstellt. So finde ich in Kölliker's Gewebelehre angegeben, dass in den Vorhautdrüsen der Ratte nach Leydig Krystalle vorkommen, ferner in den Fettkörperzellen von Insekten, den Leuchtorganen der Lampyriden und in der Leber von Porpita (Guaninkrystalle), allein ich weiss nicht recht, wie man daraus etwas machen soll.

In den Pflanzenzellen sowie in den Eiern der Thiere scheinen derartige Krystalloidbildungen wohl stets Reservestoffe, also Aufspeicherungen, zu sein. Mir scheint es noch a priori am wahrscheinlichsten, dass ähnlich wie bei der Schilddrüse diese interstitiellen Zellen einen uns unbekannten Stoff produciren, der durch den Lymphstrom ins Blut übergeführt wird und vielleicht unbekannte Wirkungen ausübt und dass ferner, falls dieser Stoff in excessivem Maasse producirt wird, es zur Aufspeicherung in Form dieser Krystalloide kommt. Wir sehen hier, dass dort, wo diese Krystalloide in Massen vorkommen, durch den Zerfall der Zellen frei werden und in die Lymphe kommen, diese sich specifisch und intensiv in gleicher Weise wie die Krystalloide färbt. Wir haben also Grund an einen derartigen Vorgang zu glauben. Was aber für eine physiologische Bedeutung kann das haben? Jedenfalls geht aus meinen Präparaten hervor, dass im allgemeinen die Bildung der Spermatozoen parallel mit der Bildung der Krystalloide geht, allerdings mit Ausnahme des von Tuberculose befallenen Hodens.

Bei einiger Naivität könnte man ja auf den Gedanken kommen, dass, bei dem immerhin auffallenden Parallelismus zwischen Krystalloidbildung und Spermatozoenproduktion, diese interstitiellen Zellen mit ihren Krystalloiden etwas mit der Spermabildung und vielleicht mit dem Geschlechtstrieb zu thun hätten. Man könnte um so eher daran denken, da ja bekanntlich bei Tuberkulösen der Geschlechtstrieb lange sogar verstärkt erscheint und wir gerade bei diesen Kranken die Krystalloide so reichlich finden. Allein mir will eine derartige Hypothese doch allzu kühn erscheinen.

Ich für meinen Theil muss gestehen, dass mir der vorliegende Befund, so gesichert ich ihn auch halte, für vollkommen räthselhaft und physiologisch unerklärbar vorkommt. Vielleicht führen weitere Untersuchungen zum Ziel.

Zum Schluss möchte ich noch Folgendes bemerken. Ein

grosser Mangel meiner Untersuchungen besteht offenbar darin, dass ich die Säugethiere nicht in Betracht gezogen habe. Ich hoffe, dass in günstigerer, wärmerer Jahreszeit die Sache nachgeholt wird. Es ist kein Zweifel, dass derartige Krystalloidbildungen noch zahlreich nicht nur im Hoden, sondern auch in anderen Drüsen gefunden werden. Dafür sprechen schon Beobachtungen von Leydig; ausserdem will ich aber doch bemerken, dass ich vor sechs Jahren im Pancreas der weissen gemästeten Maus ganz ähnliche Bildungen gefunden habe, die ich nicht veröffentlichte, weil ich damals nichts daraus zu machen wusste.

Rostock, den 5. November 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Fig. 1. Uebersichtsbild eines menschlichen Hodens, ganz frisch von einem 25jährigen Hingerichteten. Alkohol absolutus, Weigertsche Fibrinfärbung. Starke Spermatozoenbildung in den Hodenkanälchen (die nicht vollständig ausgezeichnet sind). Zwischen ihnen im interstitiellen Gewebe starke Lymphansammlung und zahlreiche interstitielle Zellen. In diesen Zellen liegen Krystalloide (blau), an einigen Stellen ist die Lymphe intensiv ebenso blau gefärbt. Einige Krystalloide liegen ausserhalb der Zellen. Mittlere Vergrösserung.

Fig. 2. Einzelne interstitielle Zellen. Ebenso behandelt Links einige dunkler gefärbte, rechts zwei in Zerfall begriffene Zellen. Mit Ausnahme der einen ganz dunklen Zelle zeigen alle Zellen zahlreiche kleinere oder spärlichere grössere Krystalloide, theilweise quergeschnitten. Starke Vergrösserung.

Fig. 3. Durch Zupfen isolirte ungefärbte Krystalloide (Alkoholhärtung) in Wasser. Verschiedene Formen. Bei *a*, *b*, *c* und *d* sieht man die Aufquellung nach Einwirkung von Kalilauge. *a* und *c* ohne, *b* und *d* dieselbe nach Kalilaugenbehandlung. Starke Vergrösserung.

Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden.

Von

Michael v. Lenhossék in Tübingen.

Hierzu 3 Figuren im Text und Tafel VI, VII u. VIII.

I. Einleitung.

In einer im vorigen Jahre veröffentlichten Arbeit[1]) habe ich, im Anschluss an die früheren Mittheilungen Babuchin's[2]) und Grenacher's[3]), auf Grund eigener, hauptsächlich mit der Golgi'schen Methode angestellter Untersuchungen den Nachweis führen können, dass die Netzhaut von Eledone und höchst wahrscheinlich die sämmtlicher dibranchiaten Cephalopoden einen höchst einfachen Bau aufweist: sie besteht, abgesehen von ihrem Gehalte an unbedeutenden „Stützzellen", aus einer einfachen Lage langausgezogener, palissadenförmig neben einander stehender Zellen, die sich durch den direkten Uebergang ihres proximalen zugespitzten Endes in eine Nervenfaser bestimmt als typische Sinnesnervenzellen kundgeben. Die aus ihrer Verlängerung hervorgehenden Fasern, die „Retinalfasern", wie ich sie zu nennen vorschlage, sieht man zu stärkeren Bündelchen gesammelt in den Sehlappen eintreten. Was hier mit ihnen geschieht, darüber standen mir damals keine befriedigenden Erfahrungen zu Gebote, auch vermisste ich in der Litteratur alle einschlägigen Angaben; aber bei der ganzen Sachlage, im Zusammenhalt mit allen sonstigen neueren Erfahrungen auf dem Gebiete der Anatomie des Nervensystems, musste ich es als höchst wahrscheinlich hinstellen, dass sie im Sehlappen ein freies, wahrscheinlich verzweigtes Ende finden.

1) M. v. Lenhossék, Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LVIII, 1894, S. 636—660.

2) A. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. 1. Ueber den Bau der Cephalopodenretina. Würzburger naturw. Zeitschrift. Bd. V. 1864. p. 127.

3) H. Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI, 1886, S. 207.

Nichts lag nun näher, als die Zurückführung dieser in der Cephalopodennetzhaut verwirklichten Verhältnisse auf den Typus eines einfachen Sinnesnervenepithels, wie es uns in klarster Form in der Riechschleimhaut der Wirbelthiere, in der Epidermis vieler Würmer (z. B. Lumbricus) und Mollusken entgegentritt. Unschwer gelang diese Zurückführung an der Hand der Annahme, dass die Netzhaut hervorgegangen sei aus einer lokalen Anhäufung von Sinnesnervenzellen, wobei diese gewisse charakteristische Veränderungen erfuhren theils durch Verlängerung ihrer distalen, der Lichtquelle zugewendeten Hälfte zu einem längeren lichtempfindlichen stäbchenartigen Forsatze, theils auch durch Aufnahme von zur Absorption der Lichtstrahlen dienendem Pigment.

In den Betrachtungen, die ich noch weiterhin an meine Befunde knüpfte, bin ich auch dem Versuche nicht aus dem Wege gegangen, die so einfach gebaute Cephalopodennetzhaut mit der Wirbelthierretina zu vergleichen. Es schien mir, dass aus einem solchen Vergleiche für das Verständniss beider, namentlich aber der so viel complicirteren Wirbelthiernetzhaut eine Förderung hervorgehen müsse. Der Versuch einer solchen Vergleichung schien umsomehr Erfolg zu versprechen, als die beiden zu vergleichenden Objekte in den wesentlichsten Punkten ihres Baues, vor Allem in denjenigen, auf die es bei einem solchen Vergleiche ankommt, als bekannt bezeichnet werden durften. Ist doch nunmehr auch bei der Netzhaut der Wirbelthiere der innere Zusammenhang der Elemente, ein Thema, bei dem die Forschung so lange im Dunkeln herumgetappt hatte, dank den an der Hand der Methylenblau- und der Golgi'schen Methode angestellten Untersuchungen Tartuferi's[1]) und namentlich Dogiels[2]) und R. y Cajal's[3]) unserem Verständniss

1) F. Tartuferi, Sulla anatomia della retina. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. Bd. IV, 1887, Heft 10.

2) Von den zahlreichen Netzhautarbeiten A. Dogiel's seien hervorgehoben: Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anzeiger, Jahrg. 3, 1888, S. 133. — Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien. Daselbst S. 342. — Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut des Menschen. Zwei Mittheilungen im Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 38, S. 317 und Bd. 40, S. 29. — Die Retina der Vögel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44, 1895, S. 622.

3) S. Ramón y Cajal, Die Netzhaut der Wirbelthiere. Uebers. von Dr. R. Greef. Wiesbaden, Bergmann's Verlag 1894.

sicher erschlossen. Und doch sollte ich bald einsehen, dass ein solcher Vergleich einstweilen nicht zur Feststellung einer bestimmten Parallele, sondern nur zur Aufstellung von zwei Möglichkeiten der Analogisirung führen könne, von denen allerdings eine dem Sachverhalte entsprechen muss.

Diese Alternative hatte ich in folgender Weise gefasst:

1. Nach der ersten Möglichkeit stellt die Cephalopodennetzhaut eine ganze Wirbelthiernetzhaut dar. Was bei dem Wirbelthier, einem höheren funktionellen Zustande entsprechend, in drei Abschnitte vertheilt, durch eine Kette von drei Nerveneinheiten (Sehzelle, Bipolare und Ganglienzelle) dargestellt ist, erschiene bei dem Cephalopoden in eine einzige Nerveneinheit: die „Sehzelle" zusammengefasst. Der stabförmig verlängerte distale Zellabschnitt würde etwa der Stäbchen- und Zapfensehzelle, der proximale Abschnitt, angesichts seines Ueberganges in eine Nervenfaser, der Ganglienzelle der Vertebratenretina entsprechen. Ja, auch das Analogon der die funktionelle Verbindung zwischen diesen beiden Zellschichten herstellenden bipolaren Zellen könnte man vom Standpunkte dieser Auffassung aus an der Sehzelle erkennen, und zwar in ihrem durch eine charakteristische Anschwellung ausgezeichneten mittleren Theil, in dem „Stäbchensockel" Grenacher's.

2. Die zweite Annahme geht dahin, dass die Sehzelle der Cephalopodennetzhaut nicht der ganzen Wirbelthiernetzhaut, sondern nur ihrer ersten Zellschicht, der Schichte der Stäbchen- und Zapfenzellen („Sehzellen" W. Müller's) gleichzustellen ist, dass die übrigen Zellschichten hier fehlen, oder was viel wahrscheinlicher ist, proximalwärts in den der Netzhaut am nächsten gelegenen Hirntheil verlagert sind. Ich hatte hierbei den Lobus opticus im Auge; hier mussten, wenn die zweite Annahme zutrifft, die weiteren Zellschichten gesucht werden. Ich setzte hinzu: „Eine solche Auffassung ist nicht von der Hand zu weisen, namentlich nicht, wenn man aus eigener Anschauung den merkwürdigen Bau des Lobus opticus kennt, speziell die auffallende Schichtung ihrer Oberfläche, die aufeinander folgenden Körner- und Molekularlagen, in welch letzterer sogar die Spur einer derartigen Stratification nachzuweisen ist, wie wir sie in der Molekularlage der Wirbelthiernetzhaut sehen. Hier wird blos die genaue Erforschung des Lobus opticus Licht und Aufschluss bringen."

Wenn ich mich damals des Ausdruckes „genaue Erforschung“ bedient hatte, so lag mir nichts ferner, als die Genauigkeit der darüber schon vorliegenden Untersuchungen zu bezweifeln. Hensen[1]), Clarke[2]), Trinchese[3]), vor allen Andern aber Stieda[4]), deren Arbeiten mir damals schon bekannt waren, hatten gewiss grossen Eifer auf die Erforschung der Struktur des Sehlappens verwendet. Wenn hier trotzdem wenig erreicht wurde, so liegt dies natürlich an nichts Anderem als an der totalen Unzulänglichkeit der damaligen Technik. Was man mit gewöhnlichen Färbungen sehen kann, das finden wir in Stieda's Arbeit zum grossen Theile treffend wiedergegeben. Das Ergebniss dieser Untersuchungen für das Verständniss des inneren Gefüges dieses Hirntheiles ist aber zugestandenermaassen sehr gering, es ist gleich Null. Seit Stieda's Mittheilung, der letzten ausführlichen Darstellung des Sehlappens der Cephalopoden, ist bekanntlich die histologische Technik unter Anderem durch zwei für die Erforschung des Nervensystems besonders wichtige Untersuchungsmethoden: die Methylenblau- und die Golgi'sche Methode, bereichert worden. Diese, namentlich aber die letztere schwebte mir vor, als ich eine erneute gründliche Untersuchung des Sehlappens als ein Bedürfniss hinstellte.

Aus dem Vorstehenden erhellt also, was die Triebfeder bei den Untersuchungen war, deren Ergebnisse im Folgenden dargelegt werden sollen. In der vollen Zuversicht, dass die Golgische Methode, die ja schon so viele Räthsel des Nervensystems gelöst hat, auch hier Licht bringen werde, hatte ich mir vorgenommen, die erste Gelegenheit zu ergreifen, um den Lobus opticus mit Hilfe dieser Methode zu erforschen. Diese Gelegenheit bot sich mir bald dar anlässlich eines mehrwöchentlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel in den Monaten März und April des v. J. — Es ist mir vor allem

1) v. Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalophoren. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zool., Bd. XV, 1865, S. 155. — Vergl. S. 201.

2) L. Clarke, On the Structure of the Optic Lobes of the Cuttle-Fish. Philosoph. Transactions, Vol. 157, Part. 1, p. 155. London 1867.

3) Trinchese, Memoria sulla Struttura del Sistema nervoso dei Cefalopodi. Firenze, 1868.

4) L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXIV, 1874, S. 84.

eine angenehme Pflicht, bei dieser Gelegenheit einem hohen grossherzogl. hessischen Ministerium des Innern und der Justiz, durch dessen gütiges Entgegenkommen ich den hessischen Arbeitsplatz benützen durfte, meinen ergebensten Dank auszusprechen!

Bald gelang es, die schwarze Reaktion an dem Sehlappen hervorzurufen und über einige wichtige Punkte, vor Allem über die Endigungsweise der von der Retina herkommenden Fasern in's Klare zu kommen. Ich sah mich bald einer Fülle von Einzelheiten gegenüber, von denen die gewöhnlichen Färbepräparate nichts ahnen liessen, ja ich möchte sagen ich hatte gleichsam das Gefühl eines Entdeckungsreisenden, der in eine bis dahin ganz unbekannte Landschaft vordringt.

Leider gelang es mir nicht, über alle Punkte vollkommen sichern Aufschluss zu erhalten. Ich bin mir dessen sehr wohl bewusst und werde nicht ermangeln, im Laufe meiner Darstellung auf diejenigen Punkte hinzuweisen, wo noch neue Untersuchungen einzusetzen haben. Die Mängel meiner Darstellung sind aber derartige, dass sie sich an der Hand derselben Methode, deren ich mich bedient hatte, gewiss unschwer ergänzen lassen werden. Auch ist es recht wohl möglich, dass bei einer Nachuntersuchung eine oder andere von meinen Angaben und Auslegungen eine Correctur erfahren wird. Immerhin glaube ich aber durch meine Untersuchungen auf einem Gebiete, wo bisher so viel wie nichts bekannt war, manches Interessante festgestellt und die Arbeit späterer Forscher wesentlich erleichtert zu haben.

Von den verschiedenen Cephalopodenarten, die mir in Neapel in entgegenkommendster Weise in beliebiger Menge zur Verfügung gestellt wurden, habe ich mich hauptsächlich an Eledone gehalten, schon aus dem Grunde, weil sich auch meine vorjährigen Untersuchungen über die Cephalopodennetzhaut ausschliesslich auf dieses Thier bezogen hatten. Ich will die vorwiegende Benützung dieses Objektes betonen, da im Bau der Corticalschicht des Sehlappens zwischen den einzelnen Cephalopodenarten gewisse Unterschiede bestehen; namentlich weist Sepia in dieser Hinsicht Differenzen gegen Eledone auf, doch sind sie untergeordneter Art und man wird in der Hauptsache nicht fehl gehen, wenn man die auf den folgenden Blättern mitzutheilenden Thatsachen, soweit sie Prinzipielles enthalten, auf

alle dibranchiaten Cephalopoden ausdehnt. Wie die Verhältnisse bei Nautilus liegen, wo nach Hensen's Angabe ein Lobus opticus überhaupt nicht vorhanden sein soll, ist schwer zu sagen. Zuletzt will ich noch bemerken, dass ich bei meinen Untersuchungen aus technischen Gründen kleineren, noch nicht völlig ausgewachsenen Exemplaren von Eledone den Vorzug gegeben habe.

II. Allgemeine Orientirung.

Legt man das Gehirn von Eledone von oben her durch vorsichtiges Abpräpariren der Weichtheile des Kopfes und durch Entfernung der Scheitelpartie des Kopfknorpels blos, so erblickt man zu beiden Seiten der mittleren Hirntheile je ein ansehnliches weisses Gebilde, von Bohnenform, mit dem Hilus nach innen gerichtet, seitlich in unmittelbarem Anschluss an den Augapfel, mit dem es durch zahlreiche Nervenbündel verbunden ist. Diese Nervenbündel entspringen fast in der ganzen Ausdehnung des Gebildes und legen sich, während sie von innen nach aussen ziehen, flach auf dessen Oberfläche auf, so dass es mit Ausnahme des Hilus und dessen unmittelbarer Umgebung von den Bündeln fast ganz bedeckt ist und erst nach deren Abtragung in seiner richtigen Form zur Ansicht gelangt.

Dieses Gebilde ist das Sehganglion oder der Sehlappen, Ganglion opticum seu Lobus opticus, von alters her so genannt wegen seines Anschlusses an den Augapfel. Wenn aber durch diese Bezeichnung, die funktionell vollkommen berechtigt ist, die Vorstellung erweckt werden könnte, als sei das Organ ein Bestandtheil des peripherischen Sehapparates, so muss auf der andern Seite wieder betont werden, dass es seiner ganzen Lage und seinem Aussehen nach in morphologischer Hinsicht mit ebensoviel Berechtigung als ein Theil des Gehirns bezeichnet werden kann.

Steht es doch in engster Verbindung mit den übrigen Hirntheilen durch Vermittelung einer kurzen starken Comissur und mag es in funktioneller Hinsicht noch so gerechtfertigt sein, den Sehlappen nach v. Uexküll's[1]) Vorgang den übrigen, die eigentlichen centralsten Hirnvorgänge tragenden Theilen des

1) J. v. Uexküll, Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Zeitschrift für Biologie, Bd. XXXI. N. F. XIII, 1894, S. 584.

Gehirns als ein „peripherisches Ganglion“ gegenüberzustellen, so liegt hierfür in morphologischer Hinsicht keine zwingende Veranlassung vor. Dem durch physiologische Vorstellungen nicht beeinflussten Auge des Anatomen stellt sich der Sehlappen recht eigentlich als ein Theil des Gehirns dar und zwar als der mächtigste Abschnitt, fast als die Hauptmasse des Gehirns. Seine kräftige Entwicklung weist augenscheinlich auf die wichtige Rolle hin, die bei den Cephalopoden die optischen Reize in dem Mechanismus der Nervenvorgänge spielen; man darf annehmen, dass hier die durch das Sehorgan eindringenden Erregungen den wichtigsten Faktor abgeben, auf dem sich die reaktiven Lebensäusserungen aufbauen.

Zieht man den Sehlappen etwas vom Gehirn ab, so erkennt man, dass aus dem Hilus ein starkes, sich kegelförmig gegen das Gehirn verschmälerndes Nervenbündel hervortritt, das sich sofort in das Gehirn einsenkt. Dies ist der Tractus opticus (Hensen) oder Pedunculus ganglii optici (Stieda). Am Hilus hinter dem Ansatze des Stieles, dorsal gelegen, fällt dem Beobachter ein stecknadelkopfgrosses, rundliches, scharf abgesetztes Knötchen auf, ein kleines Ganglion, das lange aus unzutreffenden Voraussetzungen als Ganglion olfactorium bezeichnet wurde, bis Stieda diese Bezeichnung durch den schlichteren, aber wenigstens nicht unrichtigen Namen Ganglion pedunculi ersetzte.

Um sich über den inneren Aufbau des Sehlappens zu orientiren, wird man natürlich zuerst den Weg der gewöhnlichen histologischen Technik einschlagen, d. h. Quer- und Längsschnitte aus dem gehärteten Objekt anfertigen und sie mit den herkömmlichen Färbungsmethoden behandeln. Auch ich hatte mich zunächst in ausgiebiger Weise dieser Methoden bedient, wobei ich zur Härtung Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit, Formol und Sublimat, zur Färbung Hämatoxylin, Karmin, Magentaroth und Thionin benützte.

Das erste, was an solchen Präparaten, sowohl an Längs- wie an Querschnitten auffällt, ist die Trennung der inneren Struktur in eine schichtenartig gebaute Rindenzone und eine mehr unregelmässig netzförmig beschaffene Markzone. Die Abgrenzung der beiden Zonen gegeneinander ist übrigens bei Eledone nicht so scharf, wie bei Sepia: während bei letzterer ein heller, aus Nervenfasern bestehender schmaler Streifen die

Grenze bezeichnet, finden wir bei Eledone einen fast unmittelbaren Uebergang von Rinde und Mark ineinander.

Die Rinde zeigt nun durch ihre schon 1847 von Delle Chiaje abgebildete Schichtung einen Bau, wie er sonst meines Wissens weder im Centralorgan der Cephalopoden noch in dem von andern Wirbellosen wiederkehrt, einen Bau, der in frappantester Weise an gewisse Strukturverhältnisse des Nervensystems der Wirbelthiere erinnert, so namentlich an den Schichtenbau des Riechlappens, der Kleinhirnrinde, des Ammonshorns, vor Allem aber — und dies sei gleich betont — an den Bau der Netzhaut. Die Zahl der streifenförmigen, parallel miteinander an der ganzen Oberfläche hinlaufenden Schichten beträgt drei; die äussere und innere davon fesseln den Farbstoff ausserordentlich lebhaft, während die mittlere, die gegen diese beiden scharf abgegrenzt ist, in der Regel fast ungefärbt bleibt. Schon bei schwacher Vergrösserung erkennt man, dass die dunkle Färbung der äusseren und inneren Schichte auf der Gegenwart von zahlreichen dicht gedrängt stehenden sehr chromatinreichen kleinen rundlichen Bildungen beruht. Wir haben hier, um durch Anknüpfung an einen bekannten Ausdruck sofort die Sachlage zu kennzeichnen, richtige Körnerschichten vor uns, während die mittlere Schichte durch ihr Aussehen die Bezeichnung Molekularschicht verdient. Letztere ist etwas breiter als die beiden anderen einzeln. An der Konvexität des Sehlappens bleiben sich die drei Streifen überall gleich breit, ihre Grenzlinien überall gradlinig, gegen den Hilus zu aber tritt eine Versehmälerung aller drei Schichten, namentlich aber der äusseren Kernschichte ein; unmittelbar am Rande des Hilus endigt die verschmälerte Molekularlage abgerundet und über ihrem abgerundeten Ende gehen die beiden Körnerlagen in einander über.

Indem ich die beiden dunkel gefärbten Bänder als Körnerschichten bezeichnete, habe ich wissentlich einen veralteten, in seiner ursprünglichen Bedeutung nicht mehr festzuhaltenden Terminus gebraucht. Heutzutage wird wohl niemand mehr daran denken, in den Kügelchen, die an Färbeschnitten derartige Schichten zusammenzusetzen scheinen, etwas anderes zu erblicken als Zellkerne und zwar nicht etwa nackte protoplasmalose Kerne, sondern Kerne, die wie alle anderen Kerne des Organismus von einem richtigen Zellkörper umfasst sind, der nur bei den gewöhnlichen

Färbungen nicht recht zur Ansicht gelangt. Diese heutzutage geradezu triviale Erkenntniss ist keine so alte Weisheit, wie man meinen sollte. Es ist noch nicht lange her, dass man diese Zellkerne vielfach für „freie Kerne“ oder sogar für „Körner“, d. h. für merkwürdige, sich dem Zellbegriffe gar nicht unterordnende Gebilde gehalten hat. Aus dieser Zeit, die erst mit dem Einsetzen der Golgi-Periode definitiv ihr Ende fand, stammt jener Ausdruck. Freilich hat es immer Forscher gegeben, die, eigentlich mehr instinktiv als auf Grund direkter Beobachtungen, den richtigen Sachverhalt erkannt hatten. Zu diesen Forschern gehört auch Stieda, denn schon 1874 bezeichnet er in der angeführten Arbeit unsere beiden Körnerschichten als „äussere und innere Schicht der Nervenzellen“, obgleich er sie in seinen Figuren natürlich so abbildet, wie man sie an Färbepräparaten sieht, d. h. als nackte Kerne. Da aber ein Ausdruck, der an sich schlecht ist, unbedenklich weiter geführt werden darf zur Bezeichnung eines Gegenstandes, wenn einmal die richtige Auffassung sich so allgemein Bahn gebrochen hat, dass ein Missverständniss nicht mehr zu befürchten ist (vergl. das Wort „Zelle“), so glaube ich, dass man den Namen „Körner“ auch hier weiterhin beibehalten kann, um so mehr, als die hier in Betracht kommenden Zellgebilde gegenüber vielen anderen Nervenzellen in der That ausser ihrer Kleinheit noch durch eine besondere Eigenschaft ihres Protoplasmas eine in sich zusammenhängende Einheit darstellen. Diese Eigenschaft besteht in der auffallend schwachen oder vollkommen mangelnden Färbbarkeit ihres Zellkörpers, eine Besonderheit, die in der Abwesenheit jener merkwürdigen, in den Nervenzellen so weitverbreiteten chromophilen Einlagerungen begründet ist, die bei den meisten Nervenzellen das deutliche Hervortreten des Zellkörpers am Farbenbilde bedingen. In diesem Sinne, d. h. als Collektivbezeichnung für eine bestimmte Nervenzellengattung hat auch Nissl[1] neuerdings den Ausdruck Körner gebraucht.

Nicht weniger obsolet als der Ausdruck Körnerschicht ist das Wort Molekularlage. Es gibt das Bild wieder, das die fragliche Schicht bei den zur Darstellung ihrer Struktur höchst ungeeigneten

1) Fr. Nissl, Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele. Neurologisches Centralbl. Jahrg. 14, 1895, S. 69.

gewöhnlichen Färbungen darbietet. In der That erscheint sie hier vielfach wie aus kleinen molekülartigen Körnchen, Knötchen, Pünktchen zusammengesetzt. Erst die Golgi'sche Methode zeigt mit voller Deutlichkeit, wie es um diese Schicht bestellt ist; sie enthüllt sie als ein äusserst dichtes Gewirre feinster Fäserchen, als eine „plexiforme Schicht", ebenso wie dies bei der Punktsubstanz der Wirbellosen, bei den Molekularschichten der Netzhaut der Fall ist. Auch hier hat Stieda schon vor mehr als 20 Jahren das Richtige getroffen, indem er sagt: „Die Untersuchung bei starker Vergrösserung, sowie an frischen Präparaten zeigt, dass es sich hier nicht um eine granulirte Substanz etwa im Sinne der Nervenzellen der Wirbelthiere, auch nicht um eine sogenannte Punktsubstanz im Sinne einiger Autoren, sondern um ein äusserst feines, sehr dichtes Netz der allerfeinsten Fäserchen handelt". Wenn aber Stieda betont, dass hier keine Punktsubstanz vorliege, so könnte diese etwas unklare Fassung eines richtigen Gedankens zu dem Missverständniss führen, als handle es sich hier um eine ganz andere Gewebsart als diejenige, welche im centralen Nervensystem der Wirbellosen vielfach noch heutzutage mit diesem Namen belegt wird. Eine solche Meinung wäre vollkommen unrichtig. Es liegt hier im Wesentlichen das Gleiche vor. Hier wie dort handelt es sich um ein dichtes Gemenge von Dendriten, Stammfortsätzen und ihren Nebenästchen, von Faserverästelungen, und wie ich es nachweisen werde können, auch von Gliazellenfortsätzen.

Eine gewisse Eigenart kommt unserer plexiformen Schicht gegenüber der Punktsubstanz, wie wir ihr in anderen Theilen des Gehirns von Eledone begegnen, nur insofern zu, als hier eine merkwürdige parallele Schichtung der ganzen Lage in die Erscheinung tritt, eine Erscheinung, die, soviel ich weiss, in der Punktsubstanz nirgends zur Beobachtung kommt. Es ist das jene Schichtung, die ich schon in meinem vorjährigen Aufsatze an der oben citirten Stelle erwähnt hatte; sie war schon Stieda bekannt. An Alkoholpräparaten ist davon kaum was zu bemerken, sie tritt erst an Präparaten hervor, zu deren Fixirung Chromsalzgemische oder Salpetersäure verwendet wurden. Die besten Bilder liefert aber in dieser Hinsicht soviel ich sehe die Behandlung mit dem bei der Golgi'schen Methode zur Anwendung kommenden Bichrom-Osmium-Gemische. Es handelt

sich um eine Gliederung der plexiformen Schicht in weitere Unterschichten, die sich theils durch abwechselnd dunklere und hellere Beschaffenheit, theils auch durch stellenweise schärferes Hervortreten einer fibrillären Zusammensetzung auch am Farbenbilde von einander unterscheiden. Worin die Bildung dieser Schichten begründet ist, wird sich erst im Laufe unserer Darstellung ergeben; hier kann zunächst nur der Eindruck geschildert werden, den man an den Färbepräparaten von diesen Verhältnissen erhält.

Geht man von der an die äussere Körnerschicht grenzenden Fläche aus, so erkennt man zunächst als erste Lage in der plexiformen Schicht 1) einen sehr schmalen auffallend hellen Saum, dann 2) eine breite Lage, die sich durch dunkleren Ton und durch die Gegenwart einer horizontalen zarten Streifung gegen die Umgebung absetzt. Aus den späteren Ausführungen wird hervorgehen, dass in letzterer Lage ein sehr dichtes Geflecht feinster welliger, in horizontaler Richtung verlaufender Fäserchen vorliegt; so mag dieser Schicht gleich hier der ihr gebührende Name „äusserer Horizontalplexus" beigelegt werden. Ab und zu sieht man die Schicht in drei Abtheilungen, einen äusseren und inneren dunkleren Randstreifen und einen mittleren helleren zerfallen. Auf den dunklen äusseren Plexus folgt nun 3) der ansehnlichste Theil der plexiformen Zone, die Mittelzone, wie ich sie benennen möchte. Sie zeigt eine etwas hellere Beschaffenheit und weist an manchen Präparaten, wenn auch undeutlich, eine senkrechte Streifung auf, die theilweise durch die darin aufsteigenden Blutgefässe, theilweise aber auch unverkennbar durch zarte, sie senkrecht durchziehende Fäserchen bedingt ist. Das untere Viertel der plexiformen Schicht etwa sehen wir 4) wieder von einem dunkleren, den äusseren Plexus an Breite etwas übertreffenden Streifen in Anspruch genommen, der eine ähnliche Zusammensetzung hat, wie das äussere Geflecht und demgemäss den Namen innerer Horizontalplexus verdient; nur scheint den Elementen dieses Geflechtes schon nach dem Aussehen an Färbepräparaten eine dichtere Anordnung und eine etwas grobfaserigere Beschaffenheit zuzukommen. Auch hier tritt uns ab und zu eine weitere Gliederung in zwei Randstreifen und ein mittleres, etwas helleres Band entgegen. Gegen die innere Körnerlage grenzt

sich diese Schicht häufig, aber nicht constant wieder 5) durch einen ganz schmalen helleren Saum ab.

Wem sollte hier nicht die grosse Aehnlichkeit auffallen, die die geschilderten Verhältnisse mit der merkwürdigen Stratification der inneren plexiformen Schicht der Netzhaut der Wirbelthiere aufweisen? Bei letzterer ist die fragliche Schichtung bekanntlich schon von einigen älteren Histologen, zuerst wohl von Wagner im Jahre 1868 gesehen und von manchen, wie z. B. Ranvier[1]), auch im Wesentlichen richtig gedeutet worden; aber erst die neuere Zeit brachte uns nach diesen unvollkommenen allgemein gehaltenen Andeutungen in Dogiel's und Ramón y Cajal's Arbeiten genaueren Aufschluss über ihre Anordnung und ihr Zustandekommen. Es wird sich zeigen, dass die Bildung der Unterschichten in der plexiformen Schicht des Sehlappens der Cephalopoden auf ganz ähnliche Ursachen zurückzuführen ist, wie sie in der Vertebratenretina jene Unterschichten bedingen.

Sollte die folgende Darstellung den Gang meiner Untersuchungen getreu einhalten, so wäre dasjenige zuerst zu beschreiben, was ich aus den Färbepräparaten über die einzelnen Schichten herauszulesen im Stande war, dann erst wären die Ergebnisse der Golgibilder anzuschliessen. — Indess scheint mir dem Interesse des Lesers viel mehr gedient zu sein, wenn ich ihm meine Befunde ohne Rücksicht auf die Reihenfolge und Peripetien ihrer Gewinnung gleich in inhaltlich geordneter, abgerundeter Form vorlege.

III. Retinalfasern und ihre Endigung.

Wir treten sofort in den wichtigsten Theil unserer Befunde ein, indem wir das Verhalten der von der Netzhaut entspringenden Fasern und die Art ihrer Endigung in's Auge fassen. Eine ganz systematische Darstellung hätte hier freilich etwas weiter auszuholen, d. h. von der Beschreibung der Sehzellen der Netzhaut und ihres Uebergangs in die fraglichen Fasern auszugehen, und so die ganze erste Nerveneinheit, das ganze „Teloneuron" im Zusammenhang zu betrachten. Indessen will ich hiervon, um

1) L. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Nicati und v. Wyss, Leipzig 1888, S. 899.

nicht bekanntes zu wiederholen. Abstand nehmen und in dieser Beziehung auf meine vorjährige Arbeit verweisen.

Wir knüpfen also gleich an das Bild an, das die Retinalfasern auf der Oberfläche des Sehlappens darbieten, wo sie sich, wie schon eingangs erwähnt, zu derben makroskopischen Bündeln ordnen. Nur die kürzesten von diesen Bündeln, d. h. diejenigen, die den konvexen Rand des Sehlappens zum Eintritt benützen, dringen in das Innere dieses Hirntheils sofort senkrecht ein; alle anderen müssen eine kürzere oder längere Strecke auf der Oberfläche des Lobus opticus hinlaufen. Dieser Umstand hat Stieda veranlasst, eine besondere Retinalfaserschicht am Sehlappen zu unterscheiden. Ein solches Vorgehen scheint mir deshalb nicht gerechtfertigt, weil diese Fasern eigentlich noch nicht zum Bestande des Sehlappens gehören, vielmehr sich diesem nur im freien Kontakt anlegen; der Sehlappen fängt meiner Auffassung nach erst mit der äusseren Körnerschicht an. Die oberflächlichen Retinalbündelchen weisen zahlreiche längliche Bindegewebskerne auf, die wohl in der Hauptsache dem sie einscheidenden und unter sich verknüpfenden Bindegewebe angehören; da man diese Kerne aber an Querschnittsbildern der Bündelchen auch im Inneren derselben vorfindet, wie ich abweichend von Stieda betonen muss, so muss wohl auch eine Art Endoneurium vorhanden sein, das ins Innere der Bündel zwischen die einzelnen Nervenfasern hineindringt. Die Kerne sind unschwer von den anders geformten Kernen der hier vorhandenen Blutgefässe zu unterscheiden. Was mit diesem Bindegewebe auf der Oberfläche des Sehlappens geschieht, konnte ich nicht mit Bestimmtheit feststellen, sicher scheint mir nur, dass es sich nicht in den Sehlappen hinein erstreckt; wenigstens vermisst man von der äusseren Grenze des Organes an die beschriebenen Kerne vollkommen. An vielen Stellen schien es mir, als wäre die Oberfläche des Sehlappens gegen die aufliegenden Retinalbündel durch eine zarte, mit schmalen Bindegewebskernen besetzte bindegewebige Haut abgegrenzt. Hierin könnte man die Fortsetzung jenes Peri- und Endoneuriums erblicken.

Die Elemente der Retinalbündelchen sind kernlose Fäserchen. Ob eine Schwann'sche Scheide an jeder Faser vorhanden ist, wie es von mancher Seite für die Nervenfasern der Wirbellosen im Allgemeinen angenommen wird, konnte ich nicht

entscheiden: meine Beobachtungen sprechen eher dagegen als dafür. Die Fasern selbst lassen sich mit keiner Färbemethode auch nur annähernd so schön darstellen, wie mit der Golgi-schen. Sie präsentiren sich an solchen Präparaten als relativ starke glatte Fasern, die ausserhalb des Ganglions eine ziemlich gedrängte Lage und einen recht geraden parallelen Verlauf erkennen lassen.

Das Verhalten im Schlappen ist nun Folgendes: Zunächst trennen sich die gröberen Bündel bei ihrem Eintritt in eine Anzahl feiner sekundärer Bündel und diese senken sich unter bogenförmiger Krümmung in den Schlappen zwischen die obersten Zellen ein, sie stark auseinander drängend, so dass die oberflächlichste Schicht der äusseren Körnerlage ein stark aufgelockertes Aussehen aufweist. Aber schon etwas tiefer tritt eine weitere Auffaserung der Retinalbündelchen ein. Die Fasern vertheilen sich nun sehr rasch gleichmässig und ziehen einzeln zwischen den Elementen der äusseren Körnerschicht gegen die plexiforme Schicht hin. Das kommt nun auch darin zum Ausdruck, dass fast schon von der Mitte der Körnerschicht an die Anordnung der Körner eine nahezu gleichmässige, gerade nur andeutungsweise in dem Sinne des Verlaufes der Retinalfasern gestreifte ist. Mit dieser Auflösung der Retinalbündelchen in ihre Elemente hört auch an gewöhnlichen Färbeschnitten die Möglichkeit ihrer weiteren Verfolgung vollkommen auf: die Golgi'sche Methode kommt hier zur Geltung. Was sie zeigt und wie klar sie die hier in Betracht kommenden Verhältnisse zur Ansicht bringt, habe ich hauptsächlich in Fig. 1, Tafel VI zur Anschauung zu bringen gesucht.

Es schien mir vielfach, als würden die Fasern von ihrer Einbiegung in die äussere Körnerschicht an etwas an Dicke zunehmen. Auch nach ihrem Eintritt weisen sie das Bild glatter, nur stellenweise mit knötchenartigen Varikositäten besetzter Fasern auf.

Sie durchziehen nun senkrecht die Körnerlage, doch ist ihr Verlauf selten ganz gestreckt, vielmehr beschreiben sie fast immer wellenförmige oder auch mehr zackige Krümmungen, die, wenn auch vielleicht durch die mit der Härtung einhergehende Schrumpfung des Organs etwas gesteigert, in der Hauptsache doch wohl als präformirt anzusehen und auf den Umstand zurückzu-

führen sind, dass die Fasern sich hier durch eine dichtgedrängte Lage von Zellen hindurchzuwinden und hierbei vielfach den einzelnen Zellen auszuweichen haben. Der streng senkrechte Verlauf ist vielfach auch dadurch beeinträchtigt, dass die Bündelchen bei ihrer Auffaserung von einem Punkte aus divergirend auseinanderweichen.

In der beschriebenen Weise erreichen nun unsere Fasern die plexiforme Schicht. Sehr bald nach ihrem Eindringen in diese, schon im Gebiet der ersten Unterschicht: jenes schmalen hellen Saumes, fällt nun eine merkwürdige Erscheinung an ihnen auf: sie bilden alle eine plumpe kegelförmige Verdickung, deren Basis gerade der Grenze zwischen dem hellen Saum und dem äusseren horizontalen Plexus angehört. Schon jetzt mag darauf hingewiesen werden, dass wir hier den überraschendsten Anschluss an die Verhältnisse der Zapfenfasern in der äusseren plexiformen Schicht der Wirbelthiernetzhaut haben. Ein Unterschied gegenüber dem Verhalten der letzteren besteht nur darin, dass diese Verdickung, wenigstens im Sehlappen vollkommen ausgewachsener Thiere, nicht wie bei der Zapfenfaser das Ende der Faser bezeichnet; denn man sieht von der Mitte ihrer Basis noch einen Ast hervorgehen, der senkrecht in tiefere Lagen der plexiformen Schicht hinunterzieht. Der Ursprung dieses absteigenden Astes erfolgt mit einer Rauhigkeit, die, sich ebenfalls kegelförmig an die Basis des oberen Kegels anschliessend, der ganzen Verdickung oft die Form eines Doppelkegels verleiht, wobei allerdings nur die obere im Bereich des hellen Saumes gelegene Hälfte die Gestalt eines ganz regelmässigen Kegels aufweist.

Die Verdickung kommt typisch einer jeden Faser zu und bildet eine sehr auffallende Erscheinung. Haben sich viele Retinalfasern mit ihren Anschwellungen dicht neben einander imprägnirt, so erhält man das Bild eines starken schwarzen Streifens, theils in der unteren Hälfte des hellen Saumes, theils im äusseren Plexus gelegen. Das ganze Verhalten dieser Verdickung an Golgipräparaten ist, wie aus der Tafel ersichtlich, ein derartiges, dass man es erklärlich finden wird, dass ich sie auf den ersten Blick für imprägnirte Zellen gehalten habe. Erst die nochmalige genaue Prüfung von Färbepräparaten hat mich über den richtigen Sachverhalt aufgeklärt, indem von den Ver-

dickungen an solchen kaum etwas zu sehen ist; sie sind nämlich fast ganz achromatisch; selbst die Protoplasmafärbungen lassen sie beinahe ungefärbt.

Eine weitere Analogie mit dem Verhalten des unteren Endes der Zapfenfasern ergiebt sich in der Gegenwart zahlreicher allerfeinsten Fibrillen, die von der geschilderten Verdickung entspringen. Sie gehören ganz dem äusseren Plexus an und zwar nehmen sie nicht dessen ganze Dicke in Anspruch, sondern nur ungefähr seine äussere Hälfte, dadurch oft eine weitere Gliederung des äusseren Plexus bedingend. Es handelt sich um so zarte Fäserchen, dass man sie in ihrem genauen Verhalten nur mit stärkeren Vergrösserungen untersuchen kann, schon deshalb, weil sie sich nie schwarz imprägniren, sondern in hellbrauner Farbe; es sind dies die zartesten Fibrillen, die ich an Golgipräparaten jemals gesehen habe. Sie entspringen theils an der Basis des oberen Kegels, theils auch an der Anfangsrauhigkeit des absteigendes Astes und zeigen in ihrer Anordnung eine grosse Regelmässigkeit, eine Anordnung, die sich am anschaulichsten durch den Vergleich mit einem mässig auf eine Unterlage aufgedrückten Pinselchen kennzeichnen lässt. Die äussersten Fäserchen entspringen an den Seitenspitzen der Kegelbasis und sind am weitesten ausgebogen; je mehr nach innen entspringend, desto kürzer werden sie. Alle endigen ungetheilt mit freien Spitzen oder Endknötchen, streng an der unteren Grenzlinie ihres Gebietes, manche in der Weise, dass sie sich noch ein kurzes Stückchen an dieser Linie horizontal umkrümmen. Eine anastomotische Verbindung mit den Verästelungen anderer Zellen kommt nicht vor.

Diese zarten Fibrillenpinselchen tragen wesentlich bei zur Bildung des äusseren horizontalen Plexus, namentlich in dessen äusserer Hälfte. Man kann von vornherein sagen, dass ihnen eine grosse funktionelle Bedeutung zukommt und dass die Gegend, in der sie sich ausbreiten, die Haupteinwirkungsstelle der Retinalfasern auf die Elemente der Sehlappenrinde darstellen muss.

Was den schon oben erwähnten absteigenden Endfortsatz betrifft, so entspringt er, wie gesagt, immer mit einer ziemlich ansehnlichen Verdickung, verdünnt sich aber bald in dem Maasse, dass man ihn kaum mehr als eigentliche Fortsetzung des

Retinalfaserstammes, sondern mehr als einen absteigenden Zweig der Endverästelung auffassen möchte. Man sieht ihn streng senkrecht durch die Mittelzone einwärtsziehen. In Bezug auf die Stelle seiner Endigung habe ich sehr verschiedene Bilder erhalten und erkannte erst im Fortgange meiner Untersuchungen, dass in diesen Verschiedenheiten Altersunterschiede vorliegen. Im Sehlappen noch nicht völlig entwickelter Thiere sieht man die Fasern stets schon innerhalb der Mittelzone oberhalb deren unterer Grenze zugespitzt endigen, manchmal gleich unter dem äusseren Plexus. Da die Mehrzahl meiner Präparate, wie erwähnt, jungen Thieren entnommen waren, so hielt ich dies lange für das normale Verhalten und habe daher diesen absteigenden Fäserchen eine sehr geringe Bedeutung beigelegt. Eines Bessern wurde ich erst belehrt, als ich in zwei Fällen im Sehlappen von erwachsenen Thieren gelungene Imprägnationen der Retinalfasern erhielt (s. Fig. 1, Taf. VI). Hier präsentirten sich die Aeste etwas anders. Zunächst erschienen sie im Allgemeinen etwas stärker, obgleich noch immer bedeutend zarter als der Stamm ihrer Fasern. Auch theilten sie sich manchmal in zwei Aeste, gleich unter der Verdickung oder etwas weiter unten. Als wesentlichster Unterschied ergab sich aber, dass die Fasern hier den unteren Plexus fast immer erreichten, um erst darin zu endigen. Die Endigungsweise erschien verschieden. Entweder liefen sie sofort in eine freie Spitze aus, oder sie bildeten ein kleines schmächtiges Endbüschelchen; in einer dritten Reihe von Fällen theilten sie sich gabelförmig in zwei Aeste, die horizontal auseinanderweichend an der oberen Grenze des äusseren Plexus eine kurze Strecke horizontal dahinzogen, um frei zu endigen. Für jedes dieser drei Verhalten wird man in Fig. 1 Beispiele finden. Somit scheint es, dass die Retinalfasern beim erwachsenen Thier auch auf das Gebiet des inneren Plexus einzuwirken geeignet sind, wenn es auch nach der ganzen anatomischen Sachlage nicht fraglich sein kann, dass ihr Hauptwirkungsgebiet auch im reifen Zustande dem äussern Plexus angehört.

Ueberblicken wir nun das Mitgetheilte, so lässt sich als Wesentlichstes die Thatsache hervorheben, dass die Retinalfasern, wie ich das schon in meiner früheren Mittheilung vermuthungsweise ausgesprochen habe, in der

plexiformen Schicht ein freies, in einer bestimmten, sehr typischen Weise verzweigtes Ende finden. Alle ihre Endäste laufen mit freien Spitzen aus und nur durch Kontakt kann somit die Uebertragung der Lichtreize auf die andern Zellelemente des Sehlappens erfolgen.

IV. Centrifugale peripherische Fasern.

Mit den soeben abgehandelten typischen Retinalfasern sieht man noch ein zweites System von Fasern in das Innere des Sehlappens eindringen, allerdings in weitaus spärlicherer Zahl, die ein wesentlich verschiedenes Verhalten zeigen (s. die rothen Fasern in Fig. 6, Taf. VII). Sie endigen nämlich nicht wie die Retinalfasern in der plexiformen Schicht, sondern durchsetzen nicht nur die Rinde, sondern auch die ganze Markschicht, und man kann sie als unverästelte und der Seitenäste entbehrende Fasern bis zur Gegend des Hilus verfolgen. Ja auch hier dürften sie noch nicht ihr Ende erreichen; nie konnte ich an der Stelle, wo sie aufhörten, eine Zuspitzung oder andere auf eine wirkliche Endigung hinweisende Erscheinungen wahrnehmen, vielmehr ist an meinen Präparaten die Art ihres Aufhörens stets eine derartige, dass das scheinbare Ende mit Bestimmtheit auf einen Mangel der Reaktion zurückgeführt werden kann. Summire ich die Eindrücke, die ich erhielt, so scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass diese Fasern nach Durchsetzung des ganzen Sehlappens auf dem Wege des Pedunculus opticus in die Centralganglien des Gehirns eindringen. Auch sie sind bei ihrem Eintritt in den Sehlappen zu kleinen Bündelchen zusammengeordnet, doch liegen hier die Bündelchen sporadisch, in relativ grösseren Abständen von einander. Auch bewahren die Bündelchen ihre compacte Beschaffenheit während ihres ganzes Verlaufes durch den Sehlappen. Die Dicke der Fasern ist verschieden. Es finden sich recht ansehnliche darunter, aber auch ganz zarte gehören nicht zu den Seltenheiten. In der Mehrzahl der Fälle durchsetzen sie senkrecht die Rinde und laufen auch in der Markschicht in gerader radiärer Richtung gegen den Hilus weiter fort, allerdings überall unter Beschreibung von kleinen zackigen Krümmungen, die ja überhaupt allen Fasergebilden des Sehlappens eigen sind. Nur diejenigen Fasern, die unweit vom Hilus den Sehlappen betreten,

zeigen vielfach das Verhalten, dass sie die Rinde schief durchsetzen; einer solchen Stelle ist die linke Hälfte der Figur 6 entnommen. In einigen Fällen konnte ich auch beobachten, dass diese Fasern im Bereich des innern Plexus vorübergehend in die horizontale Richtung umbiegen, um erst in einiger Entfernung wieder die senkrechte Richtung einzuschlagen und durch die innere Körnerschichte hindurch im Marke weiterzuziehen.

Wie sollen wir nun diese Fasern deuten? Einen Zusammenhang mit Zellen des Sehlappens konnte ich bei ihnen nie feststellen; ein solcher ist wohl allem Anscheine nach nicht vorhanden, da ja manche Fasern fast bis zum Hilus verfolgt werden konnten. Wie schon oben ausgeführt, gehen sie wahrscheinlich in die Centralpartie des Gehirns ein, aber wie sie sich hier verhalten, blieb durchaus unergründet. Ebensowenig gelang es, sie distal ausserhalb des Sehlappens weiter zu beobachten; also weder über ihr peripherisches noch aber über ihr centrales Verhalten stehen mir direkte Beobachtungen zur Verfügung und ich bin somit durchaus nur auf Muthmaassungen angewiesen. Die erste Möglichkeit, die hier in Betracht gezogen werden könnte, wäre die, dass es sich um eine zweite Gattung von Retinalfasern handelt, um Forsätze von bestimmten der Retina angehörenden Zellen. Bei näherer Ueberlegung muss man aber eine solche Annahme als unwahrscheinlich bei Seite lassen. Die Netzhaut von Eledone besteht aus einer einzigen und im wesentlichen gleichartigen Zellenform. Finden wir auch in dem Verhalten des unteren Theiles der Zellen kleine Verschiedenheiten, Differenzen, die mich in meiner früheren Arbeit sogar zur Aufstellung von zwei Zell-Typen, einem Lumbricus- und einem Riechzellentypus, veranlassten, so sind diese Unterschiede doch von sehr unscheinbarer Art, während wir mit Recht annehmen dürfen, dass, wenn einzelne Retinalfasern einen von dem der übrigen so prinzipiell verschiedenen Verlauf besitzen würden, dies auch in der ausgeprägten Verschiedenheit der dazu gehörigen Ursprungszellen zum Ausdruck kommen müsste.

Wenn so ausgeschlossen werden kann, dass diese Fasern in der Netzhaut entspringen, so wäre es doch immerhin möglich, dass sie einen peripherischen, distal vom Sehlappen gelegenen Ursprung haben, nicht etwa aus Ganglien, denn solche finden sich in der Umgebung des Auges bestimmt nicht, sondern aus

Sinnesnervenzellen der Epidermis, in welchem Falle sie als sensible centripetale Nervenfasern aufzufassen wären. Dass die Cephalopoden in ihrer Epidermis dergleichen Zellen beherbergen, ist sehr wahrscheinlich, schon aus dem Grunde, weil bei anderen Mollusken solche epidermale Nervenzellen mit Bestimmtheit nachgewiesen sind; auch glaube ich in einem Falle an einem Golgi-Präparate eines Tentakels von Eledone eine derartige Zelle wahrgenommen zu haben. Indess muss man sagen, dass es bei dieser Annahme nicht recht erklärlich wäre, warum solche Fasern ihren Weg gerade durch den Lobus opticus nehmen sollten, da sie doch nach allem, was ich gesehen habe, nicht in diesem selbst, sondern einwärts davon im centraleren Theil des Gehirns ihr Ende erreichen.

Nach reiflicher Ueberlegung scheint mir also die Annahme am wahrscheinlichsten, dass wir es hier mit centrifugalen Fasern zu thun haben, d. h. mit Nervenfasern, die ihre Ursprungszellen im Gehirn besitzen, die in ihrer peripherischen Vertheilung für Auge und Orbita bestimmt sind und aus diesem Grunde, d. h. um ihre Endpunkte auf dem kürzesten Wege zu erreichen, durch den Lob. opt. hindurchziehen. Was die Funktion der Fasern betrifft, ob sie motorischer oder sensibler Natur sind, so lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass beide Faserarten unter ihnen vertreten sind; vielleicht hängen die erwähnten Kaliberunterschiede mit einer derartigen funktionellen Verschiedenheit zusammen. Ich glaube aber doch, dass die Mehrzahl davon sensibler Natur ist und zur sensiblen Innervation der verschiedenen Bestandtheile des Bulbus dient. Dass aber auch motorische Fasern darunter vertreten sind, dafür liefert die Physiologie einen indirekten Beweis (vergl. v. Uexküll a. a. O. S. 600). Diese motorischen Fasern können freilich nicht im Bulbus selbst endigen, denn das Cephalopodenauge ermangelt der Binnenmuskeln vollkommen, sondern innerviren offenbar die das Auge äusserlich bewegenden Muskeln und vielleicht auch die Hautmuskulatur, die die augenlidartigen Falten in der Umgebung der Augenöffnung bewegt.

V. Aeussere Körnerschicht.

Schon eine flüchtige Betrachtung der äusseren Körnerschichte an Färbeschnitten ergiebt, dass in der Anordnung und Grösse

der Körner d. h. der Zellkerne zwischen den tieferen und oberflächlicheren Lagen dieser Schichte ein ausgesprochener Unterschied besteht. Während in der äusseren Hälfte die Körner durch die eindringenden Retinalbündel aufgelockert, unregelmässig zerklüftet erscheinen, finden wir sie in der inneren Hälfte in dichterer und mehr gleichmässiger Anordnung. Wenn Stieda auch in der inneren Hälfte die Kerne in parallele Längsreihen geordnet schildert, so kann ich dies für Eledone nicht bestätigen. Der Uebergang der einen Anordnung in die andere ist allerdings kein plötzlicher, vielmehr findet von aussen nach innen eine allmähliche Verdichtung statt. Ein zweiter nicht weniger prägnanter Unterschied besteht in der verschiedenen Grösse der Kerne. Die innere Schicht beherbergt hauptsächlich sehr kleine, rundliche Kerne mit so dichtem Chromatingerüst, dass selbst an feinsten Schnitten von der Kernstruktur kaum etwas wahrzunehmen ist. Gegenüber diesen ganz dunkeln sehr kleinen Kernen tritt in der inneren Hälfte eine zweite Art, die etwas grössere und hellere Kerne umfasst, zurück. In der äusseren Hälfte fehlt die ganz kleine Kerngattung vollkommen, hier finden wir ausschliesslich etwas grössere hellere, gegen die Oberfläche hin allmählich grösser werdende Kerne. Vom Zellkörper ist an den meisten Färbungen bei allen diesen Kernen nichts zu sehen.

Ganz auf der Oberfläche tritt in sporadischer Anordnung eine besondere Zellgattung auf, die sich von den Körnern einerseits durch ansehnliche Grösse, andererseits dadurch unterscheidet, dass ihr Zellkörper auch bei den gewöhnlichen Färbungen in die Erscheinung tritt.

An der Hand der Silbermethode ergeben sich nun alle Körner und auch die letztgenannten grösseren Elemente als Nervenzellen. Allerdings liegt hier eine besondere Art von Nervenzellen vor, eine Gattung, bei der nicht alle die typischen Bestandtheile, die wir z. B. an den Nervenzellen des Centralnervensystems der Wirbelthiere kennen, zur Entwicklung gelangen, Elemente, die sich mehr an die unvollkommenen Nervenzellen anschliessen, wie sie der Netzhaut der Wirbelthiere eigen sind. Allen kommt eine unipolare Form zu, wobei der Fortsatz stets einwärts gegen die plexiforme Schicht zieht.

Auf Grund der Golgi-Bilder gewinnt die Unterscheidung der soeben nach Färbepräparaten geschilderten drei Zellsorten eine festere Grundlage. Davon lassen sich freilich zwei als „Körner" der dritten als eine einheitliche Gruppe gegenüberstellen. Betrachten wir nun diese Zellengattungen einzeln.

1. Oberflächliche grosse Zellen.

Eine besondere Stellung nehmen die oberflächlichen grossen Zellen oder „Riesenzellen" ein. Es sind das die oben erwähnten auffallend voluminösen Elemente, die man auf der Oberfläche in sporadischer Ordnung vorfindet. Sie bilden durchaus keine zusammenhängende Lage, auch entbehrt ihre Anordnung der Regelmässigkeit, bald findet man sie zu zweien oder dreien dicht neben einander, bald wieder einzeln in weiteren Abständen. Zumeist liegen sie gerade an der Oberfläche des Schlappens, mit der oft abgeplatteten Basis ihres kegelförmigen oder birnförmigen Zellkörpers einen Theil der Oberfläche bildend, mit der Spitze nach unten gerichtet; doch können sie auch eine tiefere Lage einnehmen, in verschiedene Ebenen der Körnerschicht hineinrücken, ja manchmal so tief, dass sie mit ihrem Fortsatzpole die Grenze der plexiformen Schicht erreichen, doch gehört eine solche Lage zu den Seltenheiten. Die regelmässige Stellung ist die senkrechte, doch findet man sie namentlich bei den ganz auf der Oberfläche gelegenen Zellen sehr oft mit der Längsaxe horizontal oder schief gestellt, was unverkennbar durch den entsprechenden Verlauf der Retinalbündelchen, zwischen die sie eingesprengt sind, veranlasst ist. Auch die Grösse dieser Elemente wechselt etwas. Man findet ganz ansehnliche Exemplare dieser Art von etwa 30—40 μ Länge oder noch grössere, dann wieder etwas kleinere, die sich mehr an die grösseren Körnerzellen anschliessen.

Der Kern erscheint an Färbepräparaten stets ganz rund, auffallend chromatinarm, mit einem grossen oder zwei oder drei kleinen Kernkörperchen. Der Zellkörper (s. die umstehende Fig. 1) stellt sich an den mit Alkohol oder Sublimat fixirten und mit Thionin oder anderen basischen Anilinfarbstoffen gefärbten Präparaten als aus zwei Substanzen bestehend dar; einer ungefärbt bleibenden Grundmasse und einer in diese eingebetteten „färbbaren Substanz". Doch auch letztere fesselt den Farbstoff durchaus nicht

mit jener Lebhaftigkeit, wie bei manchen dem Centralnervensystem angehörenden Zellen. Auch handelt es sich hier nicht um morphologisch bestimmt definirbare etwa körner- oder stäbchenartige Einlagerungen, nicht um Schollen, sondern mehr um unregelmässige wolkenartige zerfliessende Massen, die sich bald zu grösseren Ballen anhäufen, bald eine netzförmige Anordnung erkennen lassen. In der dem Fortsatze entsprechenden Hälfte scheint die färbbare Substanz immer in etwas grösserer Menge angehäuft zu sein. Den Kern selbst sehen wir öfters von einem breiten hellen Hof umgeben. Desgleichen habe ich sehr oft in unmittelbarer Berührung mit dem Kern zwischen diesem und dem Fortsatz ein rundliches regelmässig abgegrenztes helles Gebiet angetroffen. Vielleicht liegt hier die Andeutung einer Sphäre vor, wie sie in allerletzter Zeit in manchen Nervenzellen nachgewiesen werden konnte. Hierfür schien mir auch der Umstand zu sprechen, dass der Kern, in vielen Fällen wenigstens,

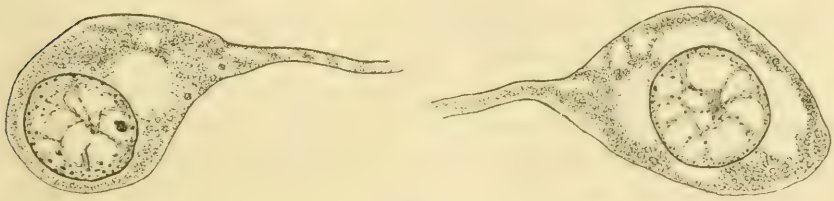


Fig. 1.
Zwei grosse Nervenzellen von der Oberfläche des Sehlappens. Sublimat-Thionin.

deutlich eine excentrische gegen das stumpfe Ende verlagerte Stellung erkennen liess. Ob nun jener helle Kreis wirklich einer Sphäre entspricht und ob er etwa noch ein Centrosom einschliesst, das wird sich durch die Anwendung der zur Centrosomenfärbung geeigneten Methoden, vor allem der M. Heidenhain'schen, eruiren lassen. Erwähnenswerth scheint mir noch die Thatsache, dass jene flockigen Massen sich auch in den unter birnförmiger Zuspitzung entspringenden Fortsatz erstrecken.

Mit dem Mitgetheilten ist das an gewöhnlichen Präparaten Erkennbare so ziemlich erschöpft. Hier setzt nun die Golgische Methode in vortrefflicher Weise ein. Bloss mit ihr gelingt es, über die Verästelungsweise und die Bedeutung dieser Zellen eine richtige Vorstellung zu erhalten. Aus einer grösseren

Anzahl von Präparaten habe ich auf Fig. 2, Taf. VI mehrere in gelungener Weise imprägnirte hierher gehörige Zellen zusammengestellt, vielleicht in etwas dichterem Nebeneinander, als sie jemals auf einem Schnitt getroffen sein können. Die Golgi-Präparate bestätigen nun in Bezug auf die Zellform und die Einzahl des Fortsatzes das, was die sonstigen Präparate zeigen. Während man an Färbeschnitten den Fortsatz gleich an der Zelle aus den Augen verliert, kann man ihm hier bis in die feinsten Spitzen seiner Verästelung folgen. Er zieht senkrecht durch die äusseren Körner herunter; liegt der Zellkörper mit der Längsaxe mehr horizontal, so muss dem senkrechten Verlaufe natürlich eine Umbiegung vorausgehen. Er erscheint stets ziemlich derb und nur mit schwachen Krümmungen versehen.

In Bezug auf das weitere Verhalten des Fortsatzes ist allen Zellen gemeinsam, dass er nicht in eine richtige längere Nervenfaser übergeht, sondern sich schon innerhalb der Rinde und zwar in der plexiformen Schicht in eine weit ausgebreitete aber nicht sehr reichliche Verästelung aufzweigt. Die näheren Einzelheiten dieser Verästelung lassen sich wohl am besten durch Aufstellung von drei Unterformen kennzeichnen:

Bei Typus a), dem einfachsten, sehen wir den Fortsatz ungetheilt durch den grössten Theil der plexiformen Schicht hindurchziehen bis zu dem dunklen Streifen, den wir oben als inneren horizontalen Plexus bezeichnet haben; hier, an dessen obererer Grenze oder mehr schon im Plexus selbst trennt er sich Y- oder T-förmig in zwei Aeste, die horizontal auseinanderweichen und eine oft ansehnliche Strecke im oberen Theil des Plexus dahinziehen. Während dieses Verlaufes gehen diese Theilungsäste wiederholt weitere Theilungen in immer feiner werdende Aeste ein, die schliesslich alle mit feinen Spitzen frei ohne Verbindung mit anderen Zellelementen auslaufen. Neben der horizontalen Verästelung geben die im inneren Plexus verlaufenden Fasern von Stelle zu Stelle noch senkrechte, sowohl auf- wie absteigende collateralartige Aestchen ab, die oft an ihren Ursprungsstellen zackige Vorsprünge an der Faser veranlassen. Die aufsteigenden können bis in den äusseren Plexus emporziehen, wo sie zugespitzt, oft mit einem zierlichen Endbäumchen endigen; die etwas spärlicheren absteigenden kann man eine kurze Strecke

durch die innere Körnerschicht hindurch in die äussersten Lagen der Markschicht verfolgen.

Viel häufiger begegnen wir dem Typus b), der uns in verschiedenen unbedeutenden, der Beschreibung kaum werthen Modificationen entgegentritt. Das wesentlichste Merkmal ist hier, dass sich der Fortsatz schon im Bereich des äusseren Plexus in eine Anzahl von Aesten theilt; diese Aeste können nun entweder Y-förmig divergirend sofort durch die tieferen Lagen der Molekularschicht hindurch nach dem inneren Plexus hinstreben, um darin in ähnlicher Weise wie bei Typus a in einer horizontalen, mit auf- und absteigenden Collateralen versehenen Ausbreitung zu endigen, oder sie können nach ihrem Ursprung im äussern Plexus zunächst die horizontale Richtung einschlagen und eine kürzere oder längere Strecke in diesem verlaufen, um sich erst in einiger Entfernung von ihrer Theilungsstelle absteigend in die senkrechte Richtung umzukrümmen und den inneren Plexus zu erreichen, wo sie dann mit feinen Spitzen, öfters auch noch weiter getheilt frei auslaufen. Von den horizontalen Abschnitten der beiden Theilungsäste im äusseren Plexus sieht man eine Anzahl zarter collateralartiger absteigender Fasern nach dem inneren Plexus herunterziehen. Sehr oft sieht man an den in dem äusseren Plexus verlaufenden Abtheilungen der beiden Theilungsäste, oder auch an der Theilungsstelle des noch ungetheilten Stammes selbst eine Anzahl feiner varikös er kurzer Fibrillen entspringen; auch bei Typus a) kommt, wie dies nachträglich bemerkt sein mag, an dem durch den äusseren Plexus hindurchziehenden Stück des Fortsatzes manchmal ein solches Fibrillenbüschel zur Beobachtung.

Typus c) kennzeichnet sich dadurch, dass die Theilung des Stammfortsatzes schon innerhalb der Körnerschichte, manchmal unmittelbar unter dem Ursprung aus dem Zellkörper erfolgt. Die Aeste schlagen gleich eine spitzwinklig divergirende Richtung ein, geben während ihres Verlaufes durch den äusseren Plexus ebenfalls sehr häufig einige büschelförmige variköse Reiserchen ab, dringen dann bis in den inneren Plexus hinunter, wo sie unter genau denselben Umständen, wie die Zellen vom Typus a und b endigen, d. h. unter Aufsplitterung in eine Reihe sich im Plexus flächenhaft ausbreitender Aeste und unter Abgabe gegen die äusseren Körner hin aufsteigender sowie auch gegen das Mark

hin absteigender Zweigchen. Bezüglich dieser letzteren absteigenden Aeste kann ich nicht umhin, die Möglichkeit anzudeuten dass sie vielleicht in grösserer Zahl vorkommen und dass sie auch im Mark einen längeren Verlauf besitzen, als es an den Golgi-Präparaten, die dieser Untersuchung zu Grunde liegen, den Anschein hat. Es sind das so zarte Aestchen, dass man sich leicht denken kann, dass sie in Wirklichkeit in grösserer Anzahl vorhanden sind, namentlich wenn man noch berücksichtigt, dass sie in einer Ebene liegen, die der Einwirkung der Reagenzien schon etwas schwerer zugänglich ist.

2. Aeussere Körnerzellen.

a) Grössere Gattung.

Die grösseren von den äusseren Körnerzellen gehören, wie schon erwähnt, hauptsächlich der äusseren Hälfte der äusseren Körnerschicht an. Sie verdienen den Namen „gross" nur im Verhältniss zu der gleich zu beschreibenden, der inneren Hälfte eigenthümlichen Körnergattung; im Verhältniss zu der soeben behandelten grossen Zellkategorie sind es kleine Elemente. Das Verhalten des Kernes wurde schon oben beschrieben. Er tritt auch an Golgi-Präparaten (Fig. 3, Taf. VI), an denen sich diese Zellen oft imprägnirt zeigen, häufig als brauner Fleck in die Erscheinung; an solchen Zellen erkennt man dann deutlich, dass der Zellkörper den Kern nur in Form eines schwachen Saumes umgiebt. Die Form des Zellkörpers kommt hier mit grosser Deutlichkeit zur Ansicht. Man kann diese Zellen im Allgemeinen als birnförmig bezeichnen, doch ist die Form etwas plumper als die von Zellen, die sonst durch diesen Namen charakterisirt werden; namentlich ist der Uebergang des Körpers in den nach unten gerichteten Zellfortsatz ziemlich plötzlich. Bei ihrer dichtgedrängten Lage ist es leicht erklärlich, dass sie vielfach Spuren des gegenseitigen Kontaktes aufweisen in Form von Abplattungen oder schwachen napfartigen Vertiefungen. Sehr häufig kommt eine Abplattung dem dem Fortsatze gegenüberliegenden Ende zu. Die typische Stellung ist auch bei diesen Zellen die senkrechte, aber manche Zellen lassen von dieser normalen Lage eine Abweichung erkennen. Verhältnissmässig am häufigsten begegnen wir einer schiefen, ja manchmal fast ganz horizontalen Lage an den in der Nähe der Oberfläche gelegenen Zellen, was sich auch hier leicht aus der Einwirkung der Retinalfaserbündel ableiten lässt.

Der Fortsatz ist im Verhältniss zum kleinen Zellkörper als derb zu bezeichnen. Natürlich bleibt er an Stärke weit hinter den viel kräftigeren Fortsätzen der oberflächlichen grossen Zellgattung zurück. Er zieht manchmal gestreckt, häufiger leicht gewunden durch die äussere Körnerlage hindurch in die plexiforme Schicht. In Bezug auf sein Verhalten darin kommt eine gewisse Mannigfaltigkeit zum Ausdruck. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei dem Typus, den die Zellen a, b und c der Fig. 3 darbieten. Der Fortsatz bildet im Bereich des äusseren Plexus ein zartes, aus varikösen feinen Fibrillen bestehendes Büschelchen und zieht dann stark verdünnt in die Mittelzone hinunter, um ungefähr in deren Mitte zugespitzt zu endigen. Das Büschelchen unterscheidet sich durch horizontale Ausbreitung der Fibrillen von den geschilderten Retinalfibrillen, die eine ganz andere charakteristische blumenkelchartige Anordnung zeigen. Auch gehören die zarten Fibrillen des Körnerzellenfortsatzes mehr der inneren Hälfte des äusseren Plexus an, während die der Retinalfasern, wie geschildert, mehr dessen äussere Lage in Anspruch nehmen. Immerhin ist diese Trennung nicht so scharf, dass nicht eine ausgiebige Verflechtung beider Fibrillengattungen stattfände. An Zartheit erreichen die fraglichen Fädchen die Fibrillen der Retinalfasern nicht. Fast immer unterliegt der Fortsatz gerade an der Stelle, wo er diese feinen Aestchen entspringen lässt, einer Theilung in zwei oder drei Aeste, die entweder nahe beieinander oder auch weit auseinandergespreizt sich in die Mittelzone senken. Immer sind diese absteigenden Aeste ziemlich zart, varikös, und stets endigen sie mit freien Spitzen.

Die andere Form, die durch die übrigen grösseren Körnerzellen der Figur 3 repräsentirt wird, kennzeichnet sich zunächst durch das regelmässige Vorhandensein mehrerer absteigender Aeste und durch stärkeres Auseinanderweichen derselben, vor allem aber dadurch, dass die absteigenden Aeste ein tieferes Niveau erreichen. Sie ziehen in der Regel bis zum inneren Plexus herunter, betreten aber dessen Gebiet seltener. Das häufigere Verhalten ist, dass sie an seiner oberen Grenze eine kurze Strecke in horizontaler Richtung nach beiden Seiten hin auseinanderziehen. Oft ist die Zahl dieser absteigenden Aeste auch etwas grösser; sie kann drei oder vier betragen. Das feine Aestchen-

büschel im äusseren Plexus stellt sich bei dieser Sorte in der Regel etwas reichhaltiger dar. Diese Fibrillen entspringen entweder an dem ungetheilten Fortsatze, knapp an der Theilungsstelle, oder wenn die Theilung schon an der oberen Grenze des äusseren Plexus erfolgt, von den Anfangsstücken der beiden Theilungsschenkel. Ist eine ausgiebige Imprägnation der grösseren Körner und ihrer absteigenden Fortsätze eingetreten, was gar nicht so selten der Fall ist, so präsentirt sich nicht nur der äussere Plexus vermöge der geschilderten Fibrillen wirklich als solcher, d. h. als ein Gewirr feinster Fädchen, sondern auch die Mittelzone erscheint namentlich in ihrer äusseren Hälfte von zahlreichen Fäserchen durchzogen, die hauptsächlich senkrecht parallel mit einander verlaufen, deren Regelmässigkeit aber durch vielfache während des Absteigens der Fasern erfolgende Theilungen beinträchtigt wird. Einen selteneren Fall habe ich in Zelle *f* der Fig. 2, Taf. VI wiedergegeben. Hier theilt sich der Fortsatz schon im Bereich der äusseren Körnerschicht in zwei Schenkel, von denen ein jeder unten im äusseren Plexus sein eigenes Fibrillenbüschel und seine eigenen absteigenden Aeste besitzt.

b) Kleinere Gattung.

Die kleinere Gattung der Körnerzellen (Tafel VI, Zellen *d*, *e*, *f*) gehört, wie beschrieben, ausschliesslich der inneren Abtheilung der äusseren Körnerschichte an. Der Zellkörper zeigt hier häufig ein mehr rundliches plumpes Aussehen, womit die regelmässig runde Form des Kernes übereinstimmt. Auch hier sehen wir den Kern nur von einer dünnen Protoplasmaschichte umhüllt. Der Fortsatz ist feiner als bei der grösseren Gattung, auch ist er weniger geschlängelt, natürlich viel kürzer als bei den mehr auswärts gelegenen Körnern. Er erreicht schon im äusseren Geflechte der plexiformen Schicht sein Ende, indem er in einige zarte kurze wurzelfädchenartige Zweigchen, vier oder mehr an der Zahl, zerfällt. Dieses kleine Endbüschelchen bleibt an Reichhaltigkeit und Ausdehnung der Zweige weit hinter den in derselben Lage befindlichen Fibrillen der grösseren Gattung zurück. Es handelt sich um sehr einfache kleine Endpinselchen. Ein absteigender Fortsatz, d. h. eine Verlängerung des Fortsatzes über den äusseren Plexus hinaus konnte hier nicht nachgewiesen werden.

Wir übergehen zunächst die plexiforme Schicht, da eine Schilderung dieser nicht möglich ist, bevor alle Zellengattungen, die sich durch Fortsatzverästelungen an ihrer Bildung betheiligen, beschrieben sind. Diese Zellen gehören theilweise zwei noch zu beschreibenden Schichten, nämlich der inneren Körnerschicht und der Markschicht des Sehlappens an. Erst nach der Erledigung dieser Schichten kann mit Erfolg an eine Betrachtung der plexiformen Schicht gegangen werden.

VI. Innere Körnerschicht.

Färbepräparate lassen auch bei dieser Lage einen Aufbau aus dicht nebeneinander stehenden Kernen erkennen; vom Zellkörper sieht man an Färbungen ebensowenig, wie bei der äusseren Körnerschicht. Während aber bei letzterer wenigstens in ihrer unteren Hälfte die Anordnung der Körner eine fast gleichmässige ist, sehen wir die inneren Körner sehr regelmässig zu senkrechten Längsreihen geordnet, eine Gruppirung, die besonders an sehr dünnen Schnitten zur Ansicht kommt und sich in der Richtung nach dem Mark hin allmählich ausgeprägter darstellt. Fast unmerklich gehen die Längsreihen in die netzförmig angeordneten Zellenzüge des Markes über. Diese verschiedene Anordnung bildet bei Eledone die Hauptabgrenzung zwischen beiden, während bei Sepia wie schon erwähnt eine besondere helle Zwischenlage vorhanden ist.

Die Kerne, die diese Schicht bilden, erscheinen ebenso wie die der äusseren Körnerlage als recht kleine Elemente von rundlicher Form, theils mit sehr dichtem, theils mit mässig lockerem Chromatingerüst. Gegen die Markschichte hin sieht man sie allmählich etwas grösser und heller werden und auch eine etwas lockerere Anordnung annehmen, wodurch die innere Körnerschicht gleichsam als ein Spiegelbild der äusseren erscheint. Um die Analogie noch überraschender zu machen, fehlen auch an der Uebergangsstelle zu dem Marke eine Anzahl besonders grosser Zellen mit färbbarem Zellkörper nicht. Diese grösseren Elemente, die übrigens an Umfang und auch an Zahl hinter den oberflächlichen grossen Zellen der äusseren Körnerschicht zurückbleiben, bilden hier ebensowenig wie dort eine zusammenhängende Lage; auch hier liegen sie sporadisch, unregelmässig vertheilt, auch hier lassen sie Niveauschwankungen erkennen, wobei sie

aber nie bis an die Grenze der plexiformen Schicht heranrücken. Da sie allseits von kleinen Körnerzellen dicht umgeben sind, treten sie nicht besonders auffallend hervor und man wird sie erst bei aufmerksamer Untersuchung dieses Grenzgebietes bemerken. Der Zellkörper zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse, wie sie oben für die oberflächlichen grossen Zellen geschildert wurden. Auch hier liegt im Zellleib eine Vermischung einer schwach färbbaren und einer den Farbstoff etwas stärker in sich aufnehmenden protoplasmatischen Substanz vor. In einer Beziehung sind sie aber von den äusseren grossen Elementen wesentlich verschieden: sie lassen eine ganz andere Form erkennen. Schon an den Färbepräparaten lässt sich feststellen, dass sie nicht unipolar sind, wie jene, auch nicht etwa spindelförmig bipolar, sondern in der Regel eckig, unregelmässig multipolar. Schon Stieda kannte diese grossen Nervenzellen; sie scheinen bei Sepia in grösserer Zahl vorhanden zu sein und eine zusammenhängende, von der Umgebung scharf abgegrenzte Reihe zu bilden.

Gehen wir nun zu den Bildern über, die man an Golgipräparaten von den Elementen der inneren Körnerschicht erhält (Fig. 4, Taf. VI). Die erste kleinere Zellgattung, die eigentlichen „inneren Körner", gelangen unschwer zur Imprägnation, wenn auch seltener mit allen Fortsätzen. Auch hier markirt sich der Kern nicht selten als brauner Fleck, auch hier umfasst der Zellkörper nur als schmaler Saum die Zelle. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber den äusseren Körnern tritt uns darin entgegen, dass diese Zellen so viel ich sehe nie unipolar, sondern zum mindesten bipolar, sehr oft aber auch multipolar sind. Mit der Zahl der Fortsätze wechselt natürlich auch die Gestalt des Zellkörpers. Bei dem bipolaren Typus liegt eine Spindelform vor, doch ist sie sehr selten regelmässig, vielmehr nimmt die Zelle eine unregelmässige verschobene asymmetrische Form an. Man findet die spindelförmige Zelle sehr oft mit der Längsaxe horizontal gestellt. Die multipolaren Formen weisen natürlich eine mehr eckige Gestalt auf.

Von den Fortsätzen imprägnirt sich am leichtesten der in seinen Verhältnissen ziemlich constante aufsteigende Fortsatz, der einen typischen Dendriten darstellt. Diese seine Eigenschaft ergibt sich sehr bestimmt aus seiner knorrigen rauhen

Beschaffenheit. Er ist der stärkste von allen, entspringt immer aus einer regelmässigen Zuspitzung des Zellkörpers, zieht senkrecht hinauf, bildet beim Eintritt in die plexiforme Schicht oft eine kleine Knickung und erfährt fast immer im Bereich des inneren Plexus eine mässige Verdickung, die hauptsächlich auf die Gegenwart von Varicositäten zurückzuführen ist. Hier gibt nun der Fortsatz eine Anzahl seitlicher, relativ kurzer varicöser Aestchen ab, verschieden an Zahl, 3, 4 oder auch mehr jederseits, die sich nun horizontal mit zierlichen welligen Biegungen im inneren Plexus ausdehnen, an dessen Bildung sie jedenfalls den Hauptantheil haben. Sehr oft sind sie an ihrem Ende noch weiter aufgefasert. Im allgemeinen sind sie als etwas gröber zu bezeichnen, als die feineren Fibrillenbildungen des äusseren Plexus, daher auch das gröbere Aussehen des inneren Geflechtes im Vergleich zu dem äusseren. Besonders derbe Seitenfibrillen sieht man oft an der oberen Grenzlinie des Plexus verlaufen.

Der Stammdendrit erschöpft sich nun aber mit diesen Seitenästchen nicht, vielmehr sieht man ihn, allerdings bedeutend zarter werdend, sich durch die mittlere Zone senkrecht emporschlängeln, durch den äusseren Plexus hindurch die äussere Körnerlage betreten, darin noch weiter gegen die Oberfläche aufsteigen, um dann in verschiedener Entfernung von der Oberfläche, manchmal ganz in deren Nähe, häufiger aber schon in tieferen Schichten mit einer freien Spitze zu endigen. Im Bereich des äusseren Plexus gibt der Fortsatz manchmal, aber nicht constant, ähnliche, nur viel spärlichere Seitenfibrillen ab, wie im inneren Geflecht.

Die übrigen Fortsätze der inneren Körnerzellen weisen alle ein anderes Gepräge auf: sie sind viel zarter, kürzer und ganz glatt. Die Natur dieser Fortsätze blieb mir lange unklar. Erst durch Untersuchung vieler solcher Zellen gelangte ich zur Ansicht, dass einer davon die Bedeutung eines Nervenfortsatzes hat, die anderen aber trotz ihrer glatten Beschaffenheit als dendritenartige Nebenästchen anzusehen sind. Die als Dendriten anzusprechenden sieht man zumeist schon in der Nähe der Zelle einfach ungetheilt oder höchstens in zwei, drei Aeste getheilt frei auslaufen. Der Nervenfortsatz entspringt bei den bipolaren Zellen

stets von dem dem aufsteigenden Dendriten gegenüberliegenden Pole, also wenn die Zelle senkrecht steht an der unteren, wenn sie horizontal liegt von einer der seitlichen Spitzen. Er ist ausserordentlich zart und vereinigt sich mit anderen seinesgleichen und mit den noch zu beschreibenden in die Schlappenrinde aufsteigenden zarten Fäserchen zu zierlichen radiären Bündelchen, die durch die innere Körnerschicht hindurch in das Mark hinunterziehen und darin oft eine längere Strecke in der Richtung des Hilus zu verfolgen sind. Aus den Fortsätzen dieser Zellen bestehen zum grössten Theil die hellen Strassen, die die Zellreihen der inneren Körnerschicht von einander trennen. Wie gesagt, gelingt die Imprägnation des Neuriten bei weitem nicht bei jeder Zelle. Da ich ihn aber an mehreren Zellen mit voller Bestimmtheit beobachten und eine ziemliche Strecke verfolgen konnte, andererseits aber fast an allen Zellen ein senkrechter, nach unten gerichteter Fortsatzstumpf wahrnehmbar ist, so glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, dass allen inneren Körnerzellen ein solcher Nervenfortsatz zukommt und dass im Falle des Fehlens eines solchen blos eine mangelhafte Reaktion im Spiele ist. Somit sind die inneren Körnerzellen als mononeuritische dendritische Elemente aufzufassen, die ihren auffallend zarten Fortsatz in die Markschicht entsenden und die zwei Dendritengattungen besitzen: eine Anzahl glatter, kurzer und einen einzigen langen rauhen, aufsteigenden, in der plexiformen Schicht unter typischer Verästelung endigenden Dendriten. Ob der Nervenfortsatz bis in den Hilus und durch diesen hindurch in den Pedunculus lobi optici und das Gehirn verläuft oder ob er schon in der Markschicht endigt, in Verknüpfung mit den darin gelegenen Nervenzellen, liess sich nicht positiv entscheiden, aber nach der ganzen Sachlage muss ich es für wahrscheinlich halten, dass wenigstens der grössere Theil dieser Nervenfortsätze schon in der Markschicht des Schlappens sein Ende erreicht d. h. die Bestimmung hat, die Schimpulse von der Schlappenrinde her auf die Zellen der Markschicht zu übertragen.

Viel seltener gelang es, die zweite Zellgattung, nämlich die an der unteren Grenze der inneren Körnerlage befindlichen grossen Elemente zu schwärzen. (Fig. 4 *h*, *i*.) Soviel ich sehe, unterscheiden sie sich im Wesentlichen nur durch die grös-

seren Dimensionen ihres Zellkörpers und ihrer Ausläufer von den kleineren Körnerzellen. Alle ihre Fortsätze, sowohl die Dendriten, wie auch der absteigende Nervenfortsatz sind etwas derber, die seitlichen Dendriten etwas länger und rauher, der aufsteigende Hauptdendrit viel kräftiger.

VII. Mark.

Das Charakteristische für die Markschicht besteht in der merkwürdigen Anordnung von weisser und grauer Substanz. Scharf getrennt sehen wir beide, doch ist ihre gegenseitige Anordnung keine schichtenartig abwechselnde, sondern die zu kompakten Strängen angeordneten Nervenzellen lassen eine netzförmige Gruppirung erkennen; die Lücken füllt die weisse Substanz aus, ganz aus Fasermassen bestehend und daher den Farbstoff nur wenig aufnehmend, während die Zellenbalken durch lebhafte Färbung schon bei schwacher Vergrösserung in Form einer netzförmigen Zeichnung deutlich hervortreten.

Die Anordnung des Netzes und der Zellbalken unterliegt in der Richtung von der Rinde gegen den Hilus hin einer Veränderung. Unmittelbar unter den inneren Körnern weist das Zellnetz ein viel dichteres Gefüge auf, die weisse Substanz tritt hier noch sehr in den Hintergrund. Die Veränderungen gegen den Hilus hin lassen sich in erster Reihe auf den bemerkenswerthen Umstand zurückführen, dass die weisse Substanz mehr rasch eine gewaltige Zunahme erfährt. Mehr und mehr tritt die graue Substanz zurück, die Zellbalken erscheinen nun an sich zwar etwas breiter, aber durch die ansehnlich vermehrte weisse Substanz viel weiter auseinander gedrängt, die Maschen des Netzes von länglicher Form, gegen den Hilus hin orientirt, grösser, bald hört auch der netzförmige Zusammenhang der Zellbalken unter sich auf und statt eines Reticulums sehen wir nun das Bild von sternförmigen oder unregelmässig gestalteten, allseitig von der weissen Masse umgebenen Zelleninseln. In der Nähe des Hilus schwindet die graue Substanz vollends und jetzt tritt die weisse Masse aus dem Hilus als Pedunculus hervor.

Die genaue Untersuchung der Zellenstränge an Färbepräparaten ergibt zunächst die Thatsache, dass ihre Axe sehr oft von Blutgefässen eingenommen wird, auf die sich die Zell-

schichten scheidenartig auflagern. Dies ist aber, wie betont sein mag, durchaus nicht bei jedem Balken der Fall. Die Zellen zeigen eine dicht gedrängte Lagerung, ja sie schliessen sich geradezu in epithelartiger Anordnung aneinander. Im Allgemeinen sind sie grösser als die Zellen der inneren Körnerschicht, auch unterscheiden sie sich durch die Färbbarkeit ihres Zellkörpers von diesen wie auch von den äusseren Körnern. Sie sind übrigens nicht von gleicher Grösse. Fast in jedem Balken sieht man einzelne grössere Elemente von eckiger Form hervortreten, oft die benachbarten Zellen an Umfang stark überragend. Besonders gegen den Hilus hin fesseln da und dort auffallend grosse Zellen den Blick, Zellen, die sich manchmal zu den sie umlagernden kleineren Markzellen verhalten wie etwa ein nicht ganz reifes Ei zu den es umhüllenden Granulosazellen. Ueber die Fortsätze und die eigentliche Form aller dieser Elemente geben natürlich Färbeschnitte keinen Aufschluss.

Was die die Lücken des Zellnetzes ausfüllende weisse Substanz betrifft, so lässt sich darüber an Färbungen nur soviel feststellen, dass sie einen feinfaserigen, an vielen Stellen auch mehr geflechtartigen Bau aufweist und nur sehr spärliche Zellkerne enthält, die z. Th. den Kernen von Blutgefässen entsprechen, z. Th. versprengten sporadischen Nervenzellen angehören und z. Th. auch Bindegewebskerne darstellen. Je mehr sich die weisse Masse gegen den Hilus zu vermehrt, desto geflechtartiger wird die Anordnung ihrer Bündel, desto ausgesprochener tritt eine bindegewebige Zwischenmasse auf. An Golgipräparaten gelingt es nicht selten, dieses an sich wohl spärliche mit einer „Neuroglia“ wohl nicht identische Stützsystem zu färben: es präsentirt sich in Form von derben parallelen welligen braun imprägnirten Bündeln, die sich an die Blutgefässe anzuschliessen scheinen.

Aus dem Hilus quillt nun der Pedunculus oder Tractus opticus als starkes Bündel hervor; es senkt sich bald in das Gehirn ein, um sich darin in eine Anzahl von Bündeln zu vertheilen, deren weitere Verfolgung nicht in dem Plane dieser Arbeit liegt. Wenn Stieda angibt, dass der Pedunculus auf seiner Oberfläche von einer Lage von Nervenzellen bedeckt ist, so kann ich dies für Eledone nicht als zutreffend bezeichnen. Hier liegt die Sache

folgendermaassen: der Pedunculus füllt mit seinem Ursprung nicht den ganzen Umfang des Hilus aus. Sein Ursprung umfasst an Längsschnitten des Ganglions nur dessen mittleres Drittel. Die frei bleibenden Hilustheile werden nun von einer besonderen mehrschichtigen Lage von Nervenzellen bedeckt, die zwar mit den balkenartig angeordneten Zellsträngen der Markschicht direkt zusammenhängen, sich aber von ihnen doch durch die etwas verschiedene Beschaffenheit ihrer Zellen unterscheidet. Sie sind nämlich durchschnittlich grösser als die im Innern des Markes befindlichen, und zwar je näher zur Oberfläche, desto voluminöser und dann erscheinen sie von typischer Birnform mit der Spitze nach dem Mark gerichtet. Am Rande des aus dem Mark austretenden Stieles hört aber diese Zelllage wie abgeschnitten auf, den Pedunculus selbst sehe ich an meinen Präparaten, unter denen sich auch eine lückenlose, mit Hämatoxylin gefärbte Schnittserie des Kopfes von Eledone befindet, vollkommen nackt.

Das kleine Ganglion pedunculi, das schon eingangs erwähnt wurde, hat mit dem Ganglion opticum keinen eigentlichen organischen Zusammenhang, vielmehr ist es gegen den Hilus des Sehlappens hin durch eine bindegewebige Zwischenschicht getrennt. Es besteht aus einer, aus birnförmigen Zellen zusammengesetzten Rinde und aus einer von „Punktsubstanz" gebildeten Markschicht, die sich gegen den Pedunculus in Form eines Hilus öffnet. Aus diesem Hilus tritt ein Nervenbündelchen hervor, das sich dem Pedunculus centralwärts anschliesst.

Fassen wir nun die Bilder in's Auge, die man von der Marksubstanz und ihren Elementen an der Hand der Golgi'schen Methode erhält (Taf. VII, Fig. 5). Imprägnationen des Markes gelingen unschwer, dennoch ist es nicht leicht, über ihre Verhältnisse Klarheit zu gewinnen, denn eine grosse Complication herrscht hier, namentlich weisen die Fasermassen eine ausserordentlich verwickelte Beschaffenheit auf. Was zunächst die Zellen betrifft, so ist hier ein Unterschied zu treffen zwischen kleineren und grösseren Markzellen.

1. Die kleineren sind in ihrer typischen Form unipolar, die Spitze aus dem Zellenbalken heraus in die weisse Substanz gerichtet (s. z. B. die Zellen *a, b, c, f*). Indessen zeigt die Verästelungsweise dieses Fortsatzes, dass diese Unipolarität nur eine scheinbare ist. Es handelt sich nämlich nur um die Zusammenfas-

sung der in der Mehrzahl vorhandenen Dendriten zu einem einheitlichen Stamme; sehr bald theilt sich die Spitze der birnförmigen Zelle in eine Anzahl von nach allen Richtungen auseinanderflatternden Fortsätzen, in 2—4 oder noch mehr, die sofort die weisse Substanz betreten, ja häufiger eigentlich schon darin entspringen. Sie erscheinen alle von ganz gleicher, glatter Beschaffenheit, dennoch geben sich die meisten durch ihre weiteren Theilungen und durch ihr baldiges zugespitztes Aufhören als „Dendriten" zu erkennen. Sie sind aber nicht alle als solche aufzufassen: sehr häufig macht sich innerhalb der Verästelung ein ebenfalls zarter und glatter Fortsatz bemerkbar, der keiner weiteren Theilung unterliegt, die anderen Zweige auch an Länge übertrifft, also nach allem Anschein den Werth eines Neuriten besitzt. In den allerdings sporadischen Fällen, wo ich ihn eine längere Strecke von der Zelle weg zu verfolgen vermochte, sah ich ihn zunächst die Richtung des Hilus einschlagen. Somit haben wir es auch bei der Mehrzahl der Markzellen mit Mononeuriten zu thun, die ihren Nervenfortsatz wahrscheinlich durch Hilus und Pedunculus hindurch in die mittleren Centren des Gehirns entsenden. Die unregelmässige Anordnung der Zellen, die wechselnde Abgangsweise des Nervenfortsatzes und die Schlängelungen seiner ersten Verlaufsstrecke erklären es hinlänglich, weshalb man ihn nur bei der kleineren Zahl von Zellen zu Gesicht bekommt.

Ob alle Zellen wirklich nur mit einem einzigen Nervenfortsatz ausgestattet sind, möchte ich nicht mit Bestimmtheit beantworten. Die Zunahme der weissen Substanz gegen den Hilus hin ist eine so rapide, dass man in der That versucht sein könnte, anzunehmen, dass wenigstens ein Theil der Zellen durch Entsendung mehrerer Fortsätze an dieser Zunahme betheiligt ist. Indess mit Bestimmtheit habe ich in keinem einzigen Falle die Gegenwart von zwei oder mehr typischen Nervenfortsätzen nachweisen können und somit wäre eine solche Annahme einstweilen keiner weiteren Berücksichtigung werth, um so weniger, da sich ja die allerdings sehr auffallende Vermehrung der Fasermassen nach dem Hilus hin auch an der Hand der Hülfshypothese erklären liesse, dass neben den aus dem Schlappen entspringenden Fasern auch noch solche Fasergebilde

in der weissen Substanz vorhanden sind, die aus Nervenzellen des Gehirns kommend in der Markschicht des Sehlappens in Contakt mit deren Zellen durch freie Verästelung ihr Ende erreichen. Besteht in Bezug auf die Anordnung der optischen Centra eine Analogie zwischen Cephalopoden und höheren Crustaceen, so dürfen wir auch aus den Befunden Bethe's [1]) einen Beweis für die Existenz solcher Faserverästelungen entnehmen. Bethe gelang es nämlich, am Gehirn von Carcinus maelas Zellen nachzuweisen, die ihren Nervenfortsatz in den Pedunculus opticus und durch diesen hindurch zum Sehganglion senden, offenbar behufs freier Endigung.

Ich möchte noch auf die Thatsache besonders hinweisen, dass die Zellbalken gerade nur den Zellkörper der Markzellen in sich fassen: Die gesammte Verästelung der Zelle gehört der weissen Substanz an. Letztere besteht also nicht nur aus eigentlichen Nervenfasern, sondern auch aus Verästelungen von als Dendriten aufzufassenden Fortsätzen, ebenso wie ja das auch in der weissen Substanz vieler niederer Wirbelthiere, Cyclostomen, Selachier, Knochenfische, Amphibien und Reptilien der Fall ist [2]).

Dieser Schilderung ist aber noch hinzuzufügen, dass durchaus nicht alle kleinen Markzellen uni- oder richtiger pseudo-uni polar sind, es ist keine Seltenheit, hierhergehörige Zellen zu finden, bei denen die Ausläufer schon getrennt vom Zellkörper entspringen. Relativ häufig ist z. B. eine Form (s. die Zellen *d*, *h*, *j*), wo ausser den aus der Zuspitzung des birnförmigen Zellkörpers entspringenden Aesten gerade gegenüber auf der anderen Seite noch ein unvermittelt von der Convexität der Zelle sich ablösender zweiter Ast, und zwar scheint es der Nervenfortsatz zu sein, vorhanden ist.

Eine besondere Art von kleineren Körnerzellen tritt uns in jener Zellgattung entgegen, die ihren Nervenfortsatz nicht gegen den Hilus, sondern gegen die Rinde hinauf entsenden, also Zellen mit aufstei-

1) A. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maelas. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 44, 1895, S. 606.

2) Vergl. hierüber: M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, II. Aufl. 1895, S. 250—253.

gendem Nervenfortsatze. An Färbepräparaten lassen sich diese Elemente nicht diagnosticiren, da sich ihr Zellkörper nicht von dem der andern Markzellen unterscheidet. Auch an Golgi-Bildern ist es gerade nur das Verhalten des Nervenfortsatzes, was ihnen den Charakter einer besonderen Zellgattung verleiht. Eine gelungene Imprägnation dieser Zellen, d. h. einschliesslich des Verlaufes ihres Nervenfortsatzes, gehört zu den Seltenheiten. An den wenigen Zellen, bei denen mir gleichzeitige Imprägnation von Zellkörper und Fortsatz gelungen war, zeigte der Zellkörper in Form und Verästelungsweise gegenüber den anderweitigen Markzellen keine Besonderheit. Auch hier liessen sich neben dem Neuriten einige glatte, schwach verästelte Dendriten unterscheiden. Isolirte Imprägnationen des Nervenfortsatzes dagegen, ohne die dazugehörige Zelle, gehören zu den allerhäufigsten Befunden (s. die blauen Fasern in Fig. 6, Taf. VII). Man sieht die fraglichen Fortsätze als glatte, zarte Fasern oft gar nicht so spärlich unter sanften Schlängelungen in der Bahn der das Mark radiär durchsetzenden Faserbündel gegen die Rinde hin aufsteigen, die innere Körnerschicht durchsetzen und die plexiforme Schicht betreten, um darin ihr Ende zu erreichen. Freilich ist hier grosse Vorsicht geboten, damit man unsere Fasern mit den theilweise auch sehr zarten auf S. 62—64 beschriebenen centrifugalen peripherischen Fasern nicht verwechselt. Ist das Verhalten in der plexiformen Schicht nicht zu eruiren, so ist die Unterscheidung überhaupt nicht möglich. Nur dann ist eine Diagnose der fraglichen Fortsätze auch in diesem Falle nicht ausgeschlossen, wenn unsere aufsteigenden Neuriten, wie dies manchmal der Fall ist, während ihres aufsteigenden Verlaufes Collateralästchen abgeben: an den centrifugal-peripherischen Fasern kommt etwas Derartiges nämlich nie vor.

Die Erforschung der Endigungsweise dieser aufsteigenden Fäserchen ist dadurch beträchtlich erschwert, dass sich gleichzeitig mit ihnen auch fast immer das ganze Fasergewirre des inneren Plexus, in den unser Fortsatz eintaucht, sei es, um in ihm zu endigen, sei es, um ihn nur zu durchsetzen, reichlich imprägnirt. Immerhin ist es mir gelungen, mehrere Stellen zu finden, wo diese Fasern mitsammt ihren Endigungen isolirt zur Ansicht gelangten. Ich sah ihre Endigungen unter verschiedenen Formen erfolgen, aber

stets in Gestalt einer freien Verästelung im Bereich der plexiformen Schicht. Die schönste Endigungsweise stellt jene Form dar, die in der Faser *a* der Figur 6 zur Ansicht gebracht ist. Die Faser zerfällt im Bereich der Mittelzone in ein schönes geweihartiges welliges Endbäumchen, dessen sehr zarte Verästelungen ein stark varicöses Aussehen darbieten. Bei einer zweiten, etwas häufigeren Form (Faser *b*) erfolgt die Endigung schon innerhalb des inneren Plexus entweder quastenförmig mit einigen kurzen Aestchen oder in der Weise, dass sich die Faser T-förmig in zwei Schenkel theilt, die eine kürzere oder längere Strecke in dem Plexus horizontal auseinanderlaufen, um dann zuletzt einfach frei zu endigen. In einer dritten Reihe von Fällen schien mir die Faser bis in das Gebiet des äusseren Plexus zu gelangen, um erst darin ihr Ende zu erreichen. Der Nervenfortsatz der hier beschriebenen Zellgattung kann also in allen Lagen der plexiformen Schicht endigen.

2) Die grösseren Zellen des Marklagers lassen stets eine ausgesprochen multipolare, unregelmässig sternförmige Gestalt erkennen. Die Verzweigung ist so viel ich sehe häufiger einseitig gegen den Hilus als gleichmässig nach allen Seiten oder etwa gegen die Oberfläche hin gerichtet. Auch hier liess sich von den Aesten einer öfters bestimmt als Nervenfortsatz erkennen, nicht nur durch die Verhältnisse seines Verlaufes, sondern auch durch seine zarte und glatte Beschaffenheit, die hier dadurch den Werth eines Kennzeichens erhält, dass die anderen Fortsätze, die Dendriten viel derber erscheinen als bei den kleineren Markzellen und auch mehr ein richtiges dendritenartiges, rauhes, höckeriges Aussehen besitzen, wenn auch nicht in so charakteristischer Weise, wie wir das an den centralen Nervenzellen der Wirbelthiere sehen; sie theilen sich öfters und erstrecken sich häufig über sehr weite Gebiete des Markes aus. Auch hier gehört die Verästelung der Dendriten ausschliesslich der weissen Zwischenmasse an.

3) Eine besondere Gattung von grossen Markzellen scheinen die in den tiefsten Lagen der Markschicht oft unweit vom Hilus befindlichen „Riesennervenzellen“ zu bilden. Nicht der Verlauf des Nervenfortsatzes, der wie bei der vorstehend geschilderten Gattung durch Pedunculus

und Hilus den Sehlappen zu verlassen scheint, auch nicht ihre Grösse ist es, wodurch ihnen eine so besondere Stellung gegenüber den anderen grösseren Zellen des Markes einzuräumen ist, sondern die Gegenwart eines sehr starken, dendritenartigen aufsteigenden Armes, der den langen Weg oft von der Gegend des Hilus bis zur Oberfläche des Sehlappens nicht scheut, um in der Rindensubstanz unter freier baumförmig ausgebreiteter Verästelung sein Ende zu erreichen. Hier muss ich freilich bekennen, dass ich den Zusammenhang dieses Fortsatzes mit dem Zellkörper der fraglichen Zellgattung thatsächlich nur ein einziges Mal und auch da nicht mit voller Sicherheit gesehen habe — auch in diesem einen Falle liess sich nicht genau feststellen, ob zwischen Zelle und Fortsatz ein direkter Zusammenhang oder nur ein zufälliges Uebereinanderlagern vorhanden war. Es handelt sich also hier um eine erschlossene, nicht um eine direkt beobachtete Thatsache, aber Alles, was ich gesehen habe, spricht mit einiger Wahrscheinlichkeit für diesen Zusammenhang. Aus welchen Zellen sollten denn auch diese kräftigen aufsteigenden Aeste entspringen, die man bei gelungener Imprägnation in der Gegend beginnen sieht, in der jene umfangreichen Elemente liegen. Volle Sicherheit müssen hier freilich noch weitere Untersuchungen bringen.

Die Fortsätze selbst, von denen hier die Rede ist, gelangen mit der Golgi'schen Methode besonders leicht zur Imprägnation. Sie bilden durch ihre sehr grobe, dicke Beschaffenheit besonders auffallende Gebilde, die den Blick sofort auf sich ziehen (s. Taf. VI, Fig. 1 *a*, *b*, Fig. 4 *k*, *l*). Man kann sie als die stärksten Faserbildungen des ganzen Sehlappens kennzeichnen. Man sieht sie von der Gegend des Hilus oder von etwas tiefer gelegenen Punkten her radiär nach der Oberfläche hin streben, wobei sie ein knorriges Aussehen darbieten und zahlreiche kleine Zacken beschreiben; dieses ihr Aussehen und Verhalten rechtfertigt es, wenn wir sie als Dendriten auffassen, ohne freilich dies mit Entschiedenheit vertreten zu können. Schon während ihres Verlaufes durch das Mark, häufiger aber schon in der inneren Körnerschicht geben sie eine Anzahl von varikösen, sich zwischen den Zellen hindurchwindenden und dann frei endigenden Nebenästen ab. Diese Seitenäste sind bald kürzer, wie

bei Zelle *a* der Figur 1, bald länger, wie bei Zelle *b*. Unter charakteristischem zackigem Verlaufe erreichen unsere Fasern die plexiforme Schicht. Ihr Verhalten darin habe ich in einer grösseren Anzahl von Figuren auf Tafel VI und VII zur Darstellung gebracht. Es handelt sich um mächtige, weit ausgebreitete Aufzweigungen, wobei die Hauptausbreitung und Verästelung dem inneren Plexus angehört. Aber diese reichen Verästelungen bilden eigentlich keine Endverzweigungen, denn der Stamm des Fortsatzes selbst erreicht damit nicht sein Ende, sondern dringt noch unter senkrechter Durchsetzung der ganzen plexiformen Schicht und Körnerschicht, manchmal wie bei Faser *k* Figur 4 in zwei gleich starke Aeste getheilt, bis zur Oberfläche des Sehlappens, bis zur Retinalfaserlage empor, um erst hier zu endigen.

Was die Einzelheiten dieser Verästelung und dieses Verlaufs betrifft, so wird man schon aus der Vergleichung der in den genannten Figuren dargestellten Fasern erkennen, dass hier eine gewisse Mannigfaltigkeit herrscht. In der Regel weist der schon an sich starke Dendrit im Bereich des inneren Plexus noch eine weitere Verdickung auf. Auch fehlt hier nur selten eine starke seitliche Knickung, indem die Faser zunächst seitlich abweicht, um dann aber noch innerhalb des Plexus wieder in die ursprüngliche Verlaufslinie zurückzukehren. Von der ganzen in dem inneren Plexusgebiete gelegenen Strecke lösen sich Seitenäste ab, in der Regel nicht zahlreich, aber zumeist relativ stark und weit ausgedehnt. Sie sind varicös, von knorriger, unregelmässiger Beschaffenheit. Eine weitere Theilung dieser Zweige ist sehr gewöhnlich. Während sie sich horizontal im innern Plexus hinschlängeln, geben sie fast immer noch zartere aufsteigende Aeste ab, die von der Horizontalfaser immer an der Stelle eines zackigen Vorsprunges entspringen und senkrecht durch die Mittelzone hindurch in den äusseren Plexus emporziehen, wo man sie dann in verschiedener Weise endigen sieht, bald einfach zugespitzt, bald auch in ein kleines einfaches Endbäumchen zersplittert, oder T-förmig in zwei nicht sehr lange, horizontal auseinanderweichende Aeste getheilt.

Der Stammfortsatz geht aber wie gesagt in diesen Verästelungen noch nicht völlig auf, vielmehr sehen wir ihn aus dem inneren Plexus durch die Mittelzone hindurch in den

äusseren Plexus eintreten, wo er oft wieder einige Seitenästchen abgiebt, dann darüber hinaus noch die Lage der äusseren Körner bis zur Oberfläche senkrecht, ohne von seiner Breite viel einzubüssen, durchsetzen. Er erreicht stets die Oberfläche; sein Verhalten hier ist aber ein Punkt, der bei weiteren Untersuchungen noch besondere Berücksichtigung erheischt, denn es ist mir nicht gelungen, in dieser Hinsicht zu einem ganz sicheren Ergebniss zu gelangen. Nach allem, was ich gesehen habe, scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass sich der Fortsatz hier in die horizontale Richtung umbiegt, eine kurze Strecke oberflächlich hinzieht und dann bald einfach zugespitzt an der Oberfläche, bald hakenförmig ein wenig in die Lage der äusseren Körner zurückgekrümmt endigt.

VIII. Plexiforme Schicht.

Jetzt erst wird es möglich sein, von dem Aufbau der plexiformen Schicht ein richtiges Bild zu entwerfen, nachdem die Elemente, die sich durch die Verästelung ihrer Ausläufer an ihrer Bildung betheiligen, einzeln abgehandelt sind. Bevor wir aber auf die Betrachtung der Entstehungsweise der Geflechte eingehen würden, müssen wir doch zuerst gewisse, allerdings spärliche Zellen in's Auge fassen, die doch dieser Schicht eigenthümlich sind. An Färbepräparaten ist es nämlich keine Seltenheit, namentlich wenn der Schnitt etwas dick ausgefallen ist, versprengte Kerne in geringer Anzahl in der plexiformen Schicht wahrzunehmen. Ein Theil davon nun giebt sich sofort als zu den in dieser Schichte aufsteigenden und sich verästelnden Blutgefässen gehörig zu erkennen. Indessen begegnet man doch auch Kernen, die man kaum auf Blutgefässe zurückführen kann. Solche kommen nun allerdings in sehr spärlicher Zahl vor; man trifft sie hauptsächlich an der inneren Grenzlinie des äusseren Plexus an. Schon nach Betrachtung der Kerne bin ich zur Ansicht gekommen, dass hier irgendwelche Nervenzellen im Spiele sein müssen. In dieser Annahme wurde ich bestärkt, als in einem einzigen Falle die Imprägnation einer solchen, isolirt in der plexiformen Lage gelegenen Zelle gelang. Sie präsentirte sich als multipolar,

ihre Ausläufer nach allen Seiten hin, sowohl aufwärts gegen die äusseren Körner, wie auch abwärts in tiefere Schichten entsendend. Im Ganzen erschienen diese Zellen von kleinen Dimensionen; ein besonderer Nervenfortsatz trat unter den Aesten nicht hervor. Dies war aber auch der einzige Fall, wo es mir gelungen ist, eine solche Zelle mit Hülfe der Golgi'schen Methode zum Vorschein zu bringen. Welche Bedeutung diesen Zellen zukommt, konnte ich nicht entscheiden; auf alle Fälle handelt es sich um sehr sporadische Elemente und vielleicht geht man nicht fehl, wenn man in ihnen Zellen erblickt, die, eigentlich zur äusseren Körnerschicht gehörend, durch eine Zufälligkeit der Entwicklung in die plexiforme Schicht verlagert sind. Kommen doch solche versprengte Zellen, die die Schicht, der sie eigentlich angehören sollten, verlassend sich in eine benachbarte Lage verirren, auch in der Netzhaut der Wirbelthiere da und dort vor (versprengte Bipolaren, versprengte Spongioblasten, „nervöse Spongioblasten", d. h. versprengte Ganglienzellen). Es ist aber doch auch möglich, dass eine besondere Zellgattung, entsprechend vielleicht den „horizontalen Zellen" der Vertebratenretina, vorliegt.

Viel konstanter tritt uns eine zweite, der plexiformen Schicht recht eigentlich angehörende Zellgattung entgegen. Es handelt sich um Gliazellen, offenbar von ektodermaler Abkunft, ein Befund, der mich selbst überraschte. Soviel ich weiss, ist bis jetzt mit der Golgi'schen Methode ein typisches Gliaelement im Nervensystem der wirbellosen Thiere nicht nachgewiesen. Höchstens könnte hier eine Zeichnung von Retzius[1]) herangezogen werden, die aus dem Bauchstrange des Regenwurms eine gliaartige Zelle erkennen lässt. Die Imprägnation dieser Elemente gelingt nicht leicht und scheint gewissen Zufälligkeiten unterworfen zu sein. Am zahlreichsten erhielt ich sie geschwärzt, oder richtiger gebräunt, an einem Präparat, zu dessen Fixirung statt doppeltchromsauren Kalis Formol in 10%iger Lösung benützt wurde. Trotz der Schwierigkeit der Imprägnation dieser Zellen erhielt ich doch an den vielen Präparaten, die ich bei meinen Untersuchungen angefertigt hatte, mehrere imprägnirt,

1) G. Retzius, Biologische Untersuchungen, Neue Folge, III, 1892, S. 15 und Fig. 2, Tafel V.

wovon einige in Fig. 7, Taf. VII zur Ansicht gebracht sind. Am schwierigsten gelangt zur Darstellung der Zellkörper selbst, während die Verästelung der Silberbehandlung zugänglicher zu sein scheint.

Der Zellkörper dieser Zellen liegt in der Regel an der Grenze zwischen innerer Körnerschicht und plexiformer Schicht, oft schon mehr in das Gebiet der letzteren hineingerückt, in welchem Falle man ihn in der beschriebenen schmalen weissen Zone findet. Sehr bezeichnend ist der Umstand, dass der in der Regel längliche Zellkörper mit der Längsaxe horizontal gelagert erscheint. Er ist um ein geringes grösser als die inneren Körnerzellen und auch von unregelmässigerer Form; die Unregelmässigkeit der Gestalt wird noch dadurch ausgeprägter, dass eine tadellose Imprägnation der Zelle selten gelingt. Nachdem ich den Zellkörper nach Form und Lage an Golgi-Präparaten kennen gelernt hatte, wurde ich auch an anderen Präparaten auf die dazu gehörigen Zellkerne aufmerksam. Sie unterscheiden sich von denen der inneren Körnerzellen durch ihre oberflächlichere, oft wie gesagt schon der plexiformen Schicht angehörende Lage, durch ihre längliche Form, wobei sie quergestellt sind, und durch ihre grösseren Dimensionen. Von dem Zellkörper geht nun, und zwar von einem der Pole unter rechtem Winkel senkrecht aufsteigend, nur an Golgi-Präparaten sichtbar, ein ziemlich starker Ast hervor, der sich sehr bald in eine merkwürdig buschige, stachelige, mehr oder weniger dichte Verästelung auflöst, die sich nach oben hin durch die ganze Breite der plexiformen Schicht bis zur unteren Grenze der äusseren Körnerlage erstreckt. Die Dichtigkeit des Busches ist eine verschiedene. Ich erhielt Zellen geschwärzt, bei denen die Verästelung recht einfach erschien, Zellen bei denen der aufsteigende Fortsatz erst im Bereich des äusseren Plexus sich in seine Verästelung aufsplitterte, aber auch Zellen, bei denen diese Verzweigung gleich von der Zelle an in dichtester Weise vor sich ging, ja bei denen die buschige Verästelung gerade im inneren Plexus am dichtesten erschien (s. Zelle *b*). Von allen Sorten sind Beispiele auf der Fig. 7 wiedergegeben. Freilich ist dabei immer damit zu rechnen, dass die weniger dichten Formen nur auf einer weniger vollkommenen Imprägnation beruhen. Ein besonders dicht verästeltes Exemplar ist in der Zelle *b* dargestellt.

Der ganze Typus dieser Bäumchen ist ein anderer, als der der Nervenzellenverästelungen. Es handelt sich nicht um jene frei ausgebreiteten welligen Verzweigungen, wie wir sie bei den Nervenzellen sehen, sondern um einen dichten, starren, sich auf ein verhältnissmässig schmales Gebiet beschränkenden Busch. Auch ist bezeichnend, dass diese Zellen sich nie in der satten schwarzen Farbe wie die Nervenzellen imprägniren, sondern stets in hellerem bräunlichem Tone. Viele von den Aesten endigen schon während des aufsteigenden Verlaufes, die Hauptmasse der Zweige erreicht aber die obere Grenze der plexiformen Schicht, um sich hier in sehr charakteristischer Weise streng in einer geraden Linie an der unteren Grenze der Körner anzusetzen. Sehr oft erkennt man, dass schon innerhalb des äusseren Plexus alle hindurchtretenden Fasern eine Verdickung erleiden, sie werden hier rauher, mit Varikositäten besetzt. Konstanter aber sind die sehr starken keulenförmigen Anschwellungen, die die Fasern an ihren Endstücken innerhalb des weissen Streifens erkennen lassen und die sehr an die Endverdickungen erinnern, die die Ependymfasern und die Fortsätze der peripherisch gelegenen Astrocyten (Spinnenzellen) auf der Oberfläche im Centralnervensystem der Wirbelthiere aufweisen. Nur sind die hier vorliegenden Verdickungen verhältnissmässig ansehnlicher. In der Regel zeigen sie eine dreieckige Gestalt oder Kolbenform, seltener erscheinen sie mehr tellerförmig ausgebreitet. Diese Endknötchen dienen offenbar dazu, die Lücken, die die durch den weissen Saum hindurchtretenden Fasergebilde zwischen sich übrig lassen, auszufüllen.

Sollte der Leser fragen, woher ich die Berechtigung schöpfe, die in Rede stehenden Zellen ohne weiteres als nicht nervös, sondern als Stützzellen zu bezeichnen, so kann ich nur sagen, dass mich hierzu ausser dem Mangel eines Nervenfaserfortsatzes in erster Reihe der ganze Habitus dieser Elemente bestimmt, ihre Aehnlichkeit mit den sicher als Gliazellen erkannten Elementen aus verschiedenen Theilen des Centralnervensystems der Vertebraten, so namentlich aus der Klein- und Grosshirnrinde (vergl. z. B. die Abbildungen von Retzius[1]) und Sala y Pons[2])).

1) G. Retzius, Biolog. Untersuchungen. N. F. 14, 1894, Taf. XI.

2) Cl. Sala y Pons, La Neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894, Fig. 8 und 9.

Auch mit den Müller'schen Stützzellen der Netzhaut, wie sie etwa R. y Cajal in der Fig. 3 und 4 seines grossen Retinawerkes abbildet, weisen sie einige Aehnlichkeit auf.

Es ist merkwürdig, dass es mir gerade nur in der Molekularschicht gelungen ist, dergleichen Zellen nachzuweisen und zwar in so strenger Beschränkung auf ihre Grenzen; ich halte es auch nicht für wahrscheinlich, dass solche auch in anderen Theilen des Sehlappens vorkommen. Jedenfalls kommt der Verästelung dieser Stützzellen auch ein wesentlicher Antheil an der Bildung der plexiformen Schicht zu.

Führen wir nun die einzelnen Abtheilungen der plexiformen Schicht auf die sie zusammensetzenden Elemente zurück. Der äussere helle Saum verdankt seine sehr helle Beschaffenheit dem Umstand, dass er der feinen Fasergeflechte, wie sie in den andern Schichten vorhanden sind, ganz entbehrt. Die hindurchziehenden Nervenfortsätze oder Nervenfasern geben in dieser Schicht keine Seitenfibrillen ab. Zahlreiche Fasergebilde nehmen ihren Weg durch diese Lage, so die Retinalfasern, die absteigenden Fortsätze der oberflächlichen grossen Zellen sowie der grösseren und kleineren Körnerzellen, die aufsteigenden Dendriten der inneren Körnerzellen und gewisser tiefgelegener grosser Markzellen, schliesslich die centrifugalen peripherischen Nervenfasern. Die Lücken, die zwischen all diesen Fasergebilden übrig bleiben, werden, wie oben schon erwähnt, ausgefüllt durch die unregelmässigen Varikositäten und Endkeulen der Stützzellenfortsätze.

Der äussere horizontale Plexus geht in erster Linie hervor aus den feinen Seitenzweigchen der Retinalfasern und der äusseren Körnerzellen; geringen Antheil an seiner Bildung haben noch die nicht ganz konstanten Seitenfibrillen, die die absteigenden Fortsätze der grossen oberflächlichen Zellen sowie die aufsteigenden Dendriten der tiefen grossen Markzellen bilden. Alle diese Fäserchen zeigen eine mehr oder weniger horizontale Verlaufsrichtung. Die erstgenannten Fibrillen bilden hauptsächlich seine äussere, die anderen seine innere Lage. In physiologischer Hinsicht wird wohl die Hauptbestimmung dieses Plexus im Herstellen von funktionellen Beziehungen zwischen diesen beiden Fibrillengattungen liegen.

Die Mittelzone hat als Hauptbestandtheil senkrecht in

dichter Anordnung herunterziehende Fibrillen und zwar die absteigenden Endäste der Retinalfasern, sowie diejenigen der grösseren Körnerzellen. Auch die oberflächlichen grossen Elemente liefern durch ihre derben absteigenden Arme einen Beitrag zu dieser Schicht. Sie wird weiterhin durchsetzt durch die aufwärts ziehenden Verlängerungen der Dendriten der inneren Körnerzellen, sowie der grossen tiefen Markzellen. Eine grosse Komplikation erwächst ihr durch die Nervenfasern, die von bestimmten Markzellen (Zellen mit aufsteigendem Nervenfortsatz) ausgehend, sich in ihr in unregelmässige Endbäumchen auflösen. Schliesslich wird sie noch durchzogen von den centrifugalen Nervenfasern, sowie von zahlreichen aufsteigenden Capillaren.

Der innere Plexus bezieht seine Elemente einerseits von den auf der Oberfläche der äusseren Körnerschicht gelegenen riesigen Nervenzellen in Form der weitausgebreiteten mächtigen Verästelungen ihres absteigenden Fortsatzes, andererseits von der inneren Körnerschicht und dem Mark in Form jener seitlichen Fibrillenbüschel, die deren aufsteigende Fortsätze in dieser Schicht aus sich hervorgehen lassen. Die ersteren verästeln sich mehr in der äusseren, die letzteren mehr in der inneren Zone des inneren Plexus, daher manchmal, wie schon erwähnt, zwei dunkle Randstreifen hervortreten. Eine weitere Komplikation erfährt das Geflecht durch die darin ausgebreitete Verästelung vieler aufsteigender Nervenfortsätze, sowie auch dadurch, dass in seine obersten Schichten sich die absteigenden Endästchen der kleinen Körnerzellen und der Retinalfasern hineinsenken, sich oft noch durch Umbiegungen in die horizontale Richtung an der Plexusbildung betheiligend. Hier ist die Stelle, wo die Bestandtheile der inneren Körnerschicht und des Markes die von der Netzhaut kommenden Erregungen in sich aufnehmen, theils direkt von Seiten der Endspitzen der absteigenden Zweigchen der Retinalfasern, theils indirekt und zwar wohl in erster Reihe von den Verästelungen der grossen Körnerzellen. Ueber den inneren feinen Saum ist nicht viel zu sagen. Er kommt wie der äussere helle Saum zu Stande durch Fehlen aller Seitenfibrillen. Als eigens ihm angehörende Elemente erkennen wir nur die Zellkörper der Gliazellen, die aber, wie geschildert, manchmal etwas tiefer, schon den inneren Körnern entsprechend, gelagert sind.

Die Fortsätze der Gliazellen durchsetzen in allen Schichten

alle die erwähnten Faserkategorien in komplizirtester Weise und verflechten sich mit ihnen zu jenem dichten Gewirre, das eben die plexiforme Schicht ausmacht.

IX. Schlussfolgerungen.

Im Vorstehenden ist das empirische Material beigebracht, aus dem ein Verständniss des Hirntheiles, das den Gegenstand unserer Bemühungen bildete, hervorgehen kann. Nach zwei Richtungen hin wird sich hier der Versuch einer Erklärung zu bewegen haben: nach der physiologischen und nach der morphologischen Seite hin, wobei für letztere Betrachtungsweise die schon eingangs aufgestellte Fragestellung massgebend sein wird, ob und inwieweit im Sehganglion der Cephalopoden Anklänge an den Bau der Wirbelthiernetzhaut nachzuweisen sind.

Eine gesonderte Behandlung dieser beiden Erklärungsrichtungen scheint mir indess nicht geboten, vielmehr werden die beiden Fragen schon aus dem Grunde in inniger Verschmelzung zu diskutiren sein, weil die funktionelle Stellung, die den einzelnen von uns nachgewiesenen Elementen in der Fortleitung der optischen Reize zugewiesen werden muss, einen wichtigen Faktor bei der Beurtheilung ihrer morphologischen Stellung bei dem Vergleich derselben mit den Elementen der Vertebratenretina abgeben wird.

Es scheint mir hier zweckmässig, abweichend von der sonst in den Naturwissenschaften üblichen Darstellungsweise, das Ergebniss meiner Untersuchungen an die Spitze meiner Ausführungen zu stellen.

Um es kurz zu sagen: ich bin zu dem Ergebniss gekommen, dass die Sehlappenrinde der Cephalopoden der Wirbelthiernetzhaut entspricht, mit Abrechnung der Sehzellenschichte, d. h. der Stäbchen- und Zapfenzellen, die bei unseren Thieren als eigentliche Netzhaut eine ganz selbstständige, distalwärts hinausgerückte Lage innehaben, dass also die zweite von den beiden eingangs aufgestellten Möglichkeiten durch meine Untersuchungen bestätigt wurde. Die Cephalopodennetzhaut entspricht also nicht der ganzen Wirbelthiernetzhaut, sondern nur ihrer ersten Schicht der „Neuroepithelschicht“ Schwalbe's.

Es ist dies gewiss ein hochinteressantes Ergebniss, umso interessanter, als auch die Wirbelthiernetzhaut dadurch in ein helleres Licht gerückt wird. Auf das Ueberzeugendste sehen wir durch unsere Befunde die Thatsache illustrirt, dass in der Vertebratenretina zwei wesentlich verschiedene Dinge zur Bildung einer einheitlichen Membran vereinigt sind: eine Schichte von richtigen epidermalen Sinnesnervenzellen und verschiedene Zelllagen, die eigentlich dem Centralnervensystem angehörend ein Stückchen nach aussen hin verlagertes Gehirn darstellen. Diese Auffassung ist ja keineswegs neu, sie ist ja schon öfters, zuerst wohl von H. Müller[1]), ausgesprochen worden und hat wohl ihren treffendsten Ausdruck in der von Schwalbe[2]) eingeführten Unterscheidung einer „Neuroepithelschicht" und einer „Hirnschicht" gefunden, aber einen so frappanten Beweis für ihre Richtigkeit, wie sie uns die Verhältnisse bei Cephalopoden liefern, hat noch Niemand geben können.

Die Cephalopoden nehmen in Bezug auf die Entwicklung ihres Sehorganes unter den Wirbellosen gewiss eine exceptionelle Stellung ein und es ist daher nicht anzunehmen, dass noch bei vielen anderen Mollusken oder anderen Wirbellosen eine ebenso weitgehende Differenzirung der am Sehact betheiligten Nervenzellenschichten bestehen sollte. Wenn dies jeder Wahrscheinlichkeit entbehrt, so spricht auf der anderen Seite vieles dafür, dass das Princip der hier verwirklichten Einrichtung, wenn auch in viel einfacher Ausführung, in der Anordnung des Sehapparates vieler anderen Formen den maassgebenden Faktor bilde. Das principiell Wichtigste erblicke ich aber darin, dass die Netzhaut aus einer einfachen Schicht von Sinnesnervenzellen zusammengesetzt ist, die an ihrem proximalen Ende in Nervenfasern übergehen, welche dann in einem besonderen Ganglion durch ihre verzweigten Endigungen auf eine Anzahl von in einer bestimmten, zur Fort-

1) W. Müller, Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1874, S. XLIX.

2) G. Schalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, Erlangen 1887, S. 93.

leitung der Lichtreize geeigneten Weise an einander gegliederten Nervenzellen einwirken.

Wenn durch den Nachweis der räumlichen Trennung von Nervenzellenschichten, die wir beim Wirbelthier so eng aneinandergeschlossen sehen, zwischen Cephalopoden und Vertebraten eine tiefe Kluft vorhanden zu sein scheint, so wird diese Kluft überbrückt durch die überraschende Thatsache, dass es gelingt, in der Sehlappenrinde von Eledone fast alle Zellgattungen, die in der Wirbelthiernetzhaut die „Hirnschichten" Schwalbe's bilden, wiederzufinden. Wir stehen einer auffallenden Uebereinstimmung in vielen Einzelheiten der feinsten Struktur bei sonst so weit auseinanderliegenden Formen gegenüber und werden wieder aufs eindringlichste auf die Gemeinsamkeit der Organisation hingewiesen.

Indem ich nun daran gehe, diese Uebereinstimmung im Einzelnen nachzuweisen, d. h. die Elemente des Lobus opticus durch den Vergleich mit denen der Wirbelthiernetzhaut zu kennzeichnen, trete ich zugleich den Beweis an für die Richtigkeit des oben aufgestellten Satzes, des Hauptergebnisses meiner Untersuchungen.

Betrachten wir also von dem Gesichtspunkte einer solchen Vergleichung aus zunächst die Retinalfasern mitsammt den Zellen, die ihnen zum Ursprunge dienen, d. h. den Sehzellen der Cephalopodenretina. — Es kann nach Allem nicht fraglich sein, dass diese Zellen den „Neuroepithelzellen" der Wirbelthiernetzhaut entsprechen. Bei dem Wirbelthier finden wir den unteren Abschnitt der „Sehzellen" zwar stielartig verdünnt und verlängert, was besonders für die Stäbchensehzellen zutrifft, aber wegen der Nähe der nächsten Zellenlage nie zu einer richtigen Nervenfaser ausgezogen. Anläufe zu einer solchen Metamorphose bietet uns allerdings auch die Wirbelthiernetzhaut dar im Gebiet der Macula lutea und ihrer Umgebung, wo bekanntlich die Neuroepithelzellen unterhalb ihres kernhaltigen Abschnittes sich zur Bildung der „Henle'schen Faserschichte" verlängern; allein zur Entstehung von eigentlichen Nervenfasern kommt es auch hier nicht. — Bei den Cephalopoden dagegen veranlasst die beträchtliche Entfernung der näch

sten, schon in der Rindenlage des Sehlappens lokalisirten Schicht die Umwandlung des proximalen Zellkörperabschnittes zu einer richtigen, ziemlich langen Nervenfaser. — Stäbchen- und Zapfenzelle der Wirbelthiere verhalten sich also zu den Sehzellen der Cephalopodennetzhaut genau so, wie die secundären Sinneszellen der Geschmacksknospen und Hörnervenendstellen zu den primären Sinnesnervenzellen der Riechschleimhaut. Da demnach die eine Form durch die andere, secundäre Sinneszellen durch primäre vertreten sein können, wird hier aufs klarste bewiesen, dass der Unterschied zwischen den beiden Gattungen nicht so fundamentaler Natur ist. Er scheint im Wesentlichen nur dadurch bedingt zu sein, ob von der zweiten Nerveneinheit, auf die die Sinneszelle einzuwirken hat, ein Fortsatz an sie herantritt oder nicht. Im ersten Falle ist ein Ausläufer an der Sinneszelle überflüssig, da die Weiterleitung der Erregung durch die sie umflechtenden Dendritenverästelungen der zweiten Einheit besorgt wird, im zweiten Falle muss aber die Sinneszelle selbst behufs Anknüpfung funktioneller Beziehungen die zweite Nerveneinheit aufsuchen, und zwar thut sie dies durch eine Verlängerung ihres Zellleibes bis an den Standort jener Nervenzellen; sie besorgt also selbst die Ableitung der von ihr aufgenommenen specifischen Sinnesreize in centripetaler Richtung. — Wir sehen hier ferner schön, wie sich unter bestimmten Umständen das Protoplasma ohne weiteres zu einer Nervenfaser umbilden kann. Manches liesse sich hier noch anknüpfen, mit Berücksichtigung namentlich der Entwicklungsweise der Spinalganglienzellen.

Es fragt sich nun weiter, welcher von den beiden Zellgattungen des Neuroepithels der Wirbelthiernetzhaut entsprechen unsere Sehzellen: den Stäbchenzellen oder den Zapfenzellen? Vielleicht drängen sich hier dem Leser Bedenken auf, ob der Verfasser durch eine so sehr ins Einzelne gehende Vergleichung bei so gänzlich verschiedenen Thierformen wie Vertebraten und Cephalopoden nicht etwa zu weit gehe. Dies war auch meine Befürchtung anfangs, auch ich meinte, dass sich die Parallele mehr in einem allgemeinen Rahmen zu halten und von einer solchen Detailfrage abzusehen haben. Indessen traten mir an den Cephalopodensehzellen und ihren Fortsätzen in aufdringlicher Weise

gewisse Merkmale entgegen, die es mir gegen alles Erwarten nahelegten, zwischen jenen beiden Sehzellenformen bei der Vergleichung eine Wahl zu treffen. Wem sollte nicht die überraschende Analogie auffallen, die die kegelförmig verdickten unteren Abschnitte der Retinalfasern mit den merkwürdigen, schon von M. Schultze nachgewiesenen, neuerdings von R. y Cajal a. a. O. mit Hülfe der Golgi'schen Methode so anschaulich dargestellten dreieckigen Endanschwellungen der Zapfenfasern erkennen lassen? Um die Uebereinstimmung noch frappenter zu machen, fehlt an jenen Endkeulen bei Cephalopoden auch ein ganz ähnliches zartes Fibrillenbüschelchen nicht, wie wir es bei den Zapfen, genau wie hier, von der Basalfläche der Endverdickung abgehen sehen. — Nun ist allerdings zu bemerken, dass bei Amphibien und Vögeln (mit Ausnahme der Nachtvögel) auch die Stäbchenfasern solche Endverdickungen aufweisen; indessen ist ein derartiges Verhalten der Stäbchen gerade nur bei diesen zwei Klassen vorhanden, während die Zapfenfasern jene Endkeulen bei keinem Wirbelthier vermissen lassen. Es ist somit vollkommen begründet, wenn wir die Endverdickung als typisches Merkmal den Zapfenzellen zutheilen.

Ich halte also die Sehzellen der Cephalopoden für Analoga der Zapfenzellen der Vertebraten und möchte, von dieser Anschauung ausgehend, jene spindelförmige Anschwellung, die die langen stäbchenartigen Fortsätze der Retinalzellen der Cephalopoden gleich an ihrem Wurzelstück oberhalb der „Grenzmembran" bilden, und die ich in meiner vorjährigen Arbeit als „Stäbchenspindel" bezeichnet hatte, dem verdickten Innenglied der Zapfen gleichsetzen.

Eine einzige Einrichtung nur, die wir an den Retinalfasern wahrnehmen, bleibt ohne Analogon bei den Zapfenfasern: es ist dies jener zarte absteigende Ast, der von der Basalfläche der Endverdickung ausgehend noch eine Strecke — im reifen Zustande bis zu dem inneren Plexus — herunterzieht. Denn beim Wirbelthier erstreckt sich das Wirkungsgebiet der Zapfenfasern nie über die dem äusseren Plexus entsprechende äussere plexiforme Schicht hinaus.

Hier liegt nun allerdings eine wirkliche Besonderheit vor, ein Unterschied, der auch mit einer physiologischen Verschieden-

heit zusammenhängen dürfte, die einzige wesentlichere Differenz, die ich zwischen Vertebratenretina und Cephalopodensehlappen feststellen konnte. Beim Wirbelthier muss der Sehimpuls bei seinem Uebergang von den reizaufnehmenden Neuroepithelzellen auf die reizableitenden Ganglienzellen unweigerlich die Zwischenstation der zwischen beide eingeschalteten Bipolaren passieren; einen direkteren Weg giebt es hier nicht. Auch bei den Cephalopoden ist, wie wir sehen werden, der gewöhnliche Weg der Reizwelle ein analoger, indem sie von den Retinalfasern durch Vermittelung einer Lage von „Schaltzellen" (äussere Körnerzellen) auf die den Ganglienzellen entsprechenden inneren Körnerzellen übertragen wird; aber neben diesem indirekten Wege scheint auch für die Möglichkeit einer direkten Uebertragung gesorgt zu sein. Zu den Einrichtungen nun, die diese den Cephalopoden eigenthümliche direkte Reizüberleitung vermitteln, gehören wohl auch die fraglichen zarten absteigenden Aeste. Es ist für mich nicht zweifelhaft, dass die Hauptmenge des Reizes durch den feinen Fibrillenbusch im äusseren Plexus den umständlicheren Weg durch die äusseren Körner einschlägt, aber etwas von der Reizwelle mag wohl auch immer in den absteigenden Ast gelangen und durch ihn direkt auf die Verzweigungen der oberen Dendriten der inneren Körnerzellen übergehen.

Beide Endgebilde: der Fibrillenbusch wie der untere Ast sind natürlich als Emissions- oder Transmissionsorgane, als Telesidendrien des ersten Neurons aufzufassen. Hier wie dort steht es fest, dass die Endigung mit freien Spitzen erfolgt, ohne jede Spur einer anastomotischen Verbindung mit anderen Nervenelementen; die Uebertragung der Reize von der Netzhaut auf den Sehlappen wird also ausschliesslich durch einen innigen Contact der Endbäumchen der Retinalfasern mit den Verästelungen anderer Nerveneinheiten getragen.

In der Wirbelthiernetzhaut treten die unteren Büschel der Neuroepithelzellen in der äusseren plexiformen Schicht mit den oberen, büschelförmig aufgefaserten Zellfortsätzen der Bipolar-

zellen in Beziehung: auf diese Zellen übertragen sie die Erregung behufs Weiterbeförderung cerebralwärts. Bei den Cephalopoden erfolgt diese Uebertragung von den Retinalbüscheln hauptsächlich auf die unteren zarten Fibrillen der äusseren Körnerzellen: in diesen, namentlich in der grösseren Gattung derselben möchte ich also die Analoga der Bipolaren erblicken.

Wenn wir freilich die Form, das ganze Verhalten der beiden in Rede stehenden Zellgattungen zum Vergleich bringen, so scheint auf den ersten Blick Alles eher gegen als für eine solche Analogie zu sprechen. Bei dem Wirbelthier treten uns ausgesprochen bipolare Elemente entgegen, mit einem gegen die Neuroepithelschichte gerichteten, ohne Frage einem Dendriten entsprechenden receptiven, und einem gegen die ableitende Zelllage hin gewendeten, den Neuriten darstellenden reizabgebenden Fortsatze; in den äusseren Körnern des Lobus opticus dagegen haben wir unipolare Zellen, nur ein einziger in einer typischen Weise verästelter Fortsatz ist vorhanden.

Und doch fallen bei näherer Betrachtung die Schranken. Eine Analyse der äusseren Körnerzellen ergiebt, dass jene beiden Büschel, die wir den Enden des oberen und unteren Fortsatzes der Bipolaren angefügt sehen, das receptive und abgebende, auch hier durch entsprechende Vorrichtungen vertreten sind. Das Receptionsorgan wird hier ohne Frage dargestellt durch jene zarten Reiserchen, die der Fortsatz im äusseren Plexus abgiebt: durch sie setzt sich die Zelle mit den Retinalfibrillen in geflechtartige reizaufnehmende Verbindung. Von hier läuft die Erregung durch die absteigenden Aeste in den inneren Plexus herunter, wo sie der ableitenden Zellenreihe mitgetheilt wird. Es ist also der absteigende Zweig als der eigentliche Nervenfortsatz, seine Endigung als Analogon des Emissionsbüschels aufzufassen.

Welche Rolle soll nun aber bei einem solchen Lauf des Erregungsstromes dem Zellkörper zugesprochen werden? Anscheinend liegt er ausserhalb der Bahn der Reizwelle und man könnte daher versucht sein, ihm jede Betheiligung an dem Vorgang der Reizübertragung von den Retinalfaserenden auf die tieferen Schichten des Sehlappens abzusprechen.

Ich glaube nun aber, dass durch ein solch' absprechendes

Urtheil den Zellkörpern der äussern Körnerzellen ein grosses Unrecht geschehen würde. Die Vorstellung, die sich in mir über diese Sache allmählich festgesetzt hat, geht vielmehr dahin, dass der Zellleib auch hier wie bei allen anderen Nervenzellen den Hauptfactor bei der Thätigkeit des Nervenelementes bildet; ich bin der Ueberzeugung, dass die Zelle mit ihrer Function schon dazu nothwendig ist, um die Fibrillen im äusseren Plexus zur Reizaufnahme überhaupt zu befähigen; im Zellprotoplasma selbst werden dann weiterhin die Reize in eine bestimmte Erregungsform umgeprägt, durch die Thätigkeit desselben wieder durch den Fortsatz zurück zur Einwirkungsstelle und über diese hinaus in die absteigenden Aeste hingeleitet, durch deren Endspitzen sie weiter fortwirken.

In ganz ähnlichem Sinne habe ich mich schon früher einmal[1]) in Bezug auf die functionelle Stellung des Zellkörpers bei einer Zellgattung ausgesprochen, bei der die Verhältnisse merkwürdig ähnlich liegen, wie hier. Diese Zellgattung ist die pseudo-unipolare Spinalganglienzelle der Amphibien, Sauropsiden und Säuger. Auch hier liegt die Versuchung nahe, anzunehmen, dass die Erregung bei der T-förmigen Theilung unter Umgehung der Zelle von der peripherischen sensibeln Faser direkt auf die Hinterwurzelfaser überspringe, aber auch hier habe ich überzeugende Beweise dafür anführen können, dass dies nicht anzunehmen sei, dass vielmehr die Zelle an der Fortleitung der Reize wesentlichen Antheil nehme.

Besteht so keine Schwierigkeit, an den äusseren Körnerzellen die functionellen Einrichtungen, die den Bipolaren zukommen, und in derselben Verknüpfung, nachzuweisen, so gelingt es auch, ihren anscheinend so sehr abweichenden morphologischen Habitus mit der Form der Bipolaren in Einklang zu bringen, ja ihn gleichsam daraus abzuleiten. Als Ausgangspunkt dieser Betrachtung möchte ich die gar nicht so selten vorkommende Form der Bipolaren heranziehen, bei der wegen der bis an die obere Grenze der inneren Körnerschichte herangerückten Lage des Zellleibes ein oberer Fortsatz gar nicht in die Erscheinung tritt, sondern das obere, receptive Büschel direkt dem Zellkörper entströmt. In dem grossen Werke von R. y Cajal sind

1) Der feinere Bau des Nervensystems etc. II. Auflage. S. 275.

mehrere derartige Zellen abgebildet, so Zelle *f* in Fig. 2 Tafel V, die Zellen *f* und *g* in der Fig. 4 derselben Tafel; desgleichen finden wir auch in Dogiel's Arbeiten mehrere hierhergehörige Abbildungen, wie die Zelle *f* Fig. 2 in der Abhandlung „Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen" (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII). Ein Schritt weiter in dem Vorgang des Aufwärtsrückens des Zellkörpers und die Zelle verlagert sich in die äussere plexiforme Schicht, wobei die receptiven Aestchen nunmehr nicht von ihrer oberen, sondern von ihrer unteren Fläche entspringen, von derselben Fläche, aus deren Mitte der absteigende (Nerven-)Fortsatz hervorgeht. Auch für diese Form bietet das Cajal'sche Werk ein Beispiel in Zelle *f* der Fig. 2, Tafel II, sowie auch Dogiel's citirte Arbeit in Zelle *e* der Figur 2. Steigert sich nun dieser Vorgang, ein Process, den man sich ja leicht construiren und vorstellen kann, und für den ja auch der „Unipolarisirungsvorgang" bei den Spinalganglienzellen ein Analogon bildet, so rückt der Zellkörper von der Abgangsstelle der Receptivfäserchen noch weiter weg, hinauf in das Gebiet der äusseren Körner, wobei sich natürlich ein Theil des Zellprotoplasmas zu einer fortsatzartigen schmalen Verbindungsbrücke ausziehen muss, und wir haben ungefähr das Bild einer äusseren Körnerzelle des Cephalopoden-Sehlappens. Sollte sich hier nun aber der Leser von einem gewissen Widerwillen gegen dergleichen willkürliche Constructionen ergriffen fühlen, was ich ihm gar nicht verübeln könnte, so kann ich zur Beruhigung mittheilen, dass das, was hier wie auf constructivem Wege erdacht dargestellt wurde, sich ab und zu an den Bipolaren thatsächlich einleitet, also der Wirklichkeit entlehnt ist. Es kann nämlich wirklich vorkommen, dass die Zelle in das Gebiet des Neuroepithels versprengt wird, in welchem Falle ein Stück des Zellfortsatzes sich natürlich zu einem derben Fortsatze umwandeln muss. Solche „versprengte bipolare Zellen" sind schon von W. Krause, Ranvier, Schiefferdecker u. A. gesehen worden, aber erst Dogiel hat sie in ihrer Eigenschaft als Bipolare erkannt. Der russische Forscher und R. y Cajal haben von diesen Zellen einige klare Bilder gegeben; ich verweise z. B. auf Fig. 2 der oben citirten Dogiel'schen und Fig. 7 Tafel III der grossen Cajal'schen Arbeit; in letzterer Figur sind nicht weniger als sechs solche „deplacirte Bipolare"

zur Ansicht gebracht. Mit Ueberraschung sehen wir hier Zellen, in denen wir annähernd eine Wiedergabe der äusseren Körnerzellen der Cephalopoden erblicken könnten.

Ich habe in der nachstehenden Figur 2 den Vorgang, der aus einer Vertebratenbipolaren eine Cephalopoden-Körnerzelle hervorbringt, durch Nebeneinanderstellung einiger Uebergangsformen bildlich darzustellen gesucht; alle diese Formen sind verschiedenen Figuren des C a j a l'schen Werkes nachgebildet.

Ich möchte hier gleich die Existenz solcher versprengten Bipolaren auch in einem anderen Sinne, nämlich in der Richtung der functionellen Erklärung verwerthen, und zwar zu Gunsten der schon oben vertretenen Ansicht, dass der Zellkörper der äusse-

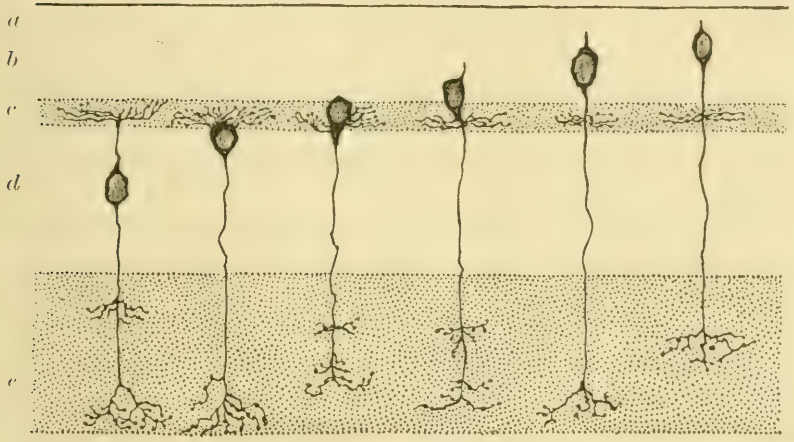


Fig. 2.

Verschiedene Formen von Bipolaren aus der Netzhaut von Wirbelthieren, links normale Formen, links „verlagerte bipolare Zellen"; letztere schliessen sich in ihrer Form ganz an die äusseren Körnerzellen des Sehlappens an. — a = Membrana limitans externa; b = äussere Körnerschicht; c = äussere plexiforme Schicht; d = innere Körnerschicht; d = innere plexiforme Schicht.

ren Körnerzellen aus der Function nicht ausgeschlossen, sondern auch an den Nervenfunktionen betheiligt ist. Dass bei den gewöhnlichen Bipolaren die Erregung durch den Zellkörper hindurchgeht, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Wenn wir nun nicht annehmen wollen, dass bei den in Rede stehenden deplacirten Zellen ganz besondere, von denen aller anderen Bipolaren abweichende funktionelle Verhältnisse vorliegen, so

müssen wir daran festhalten, dass der Zellkörper auch hier von der Reizwelle durchsetzt und erfüllt wird, dass er auch hier ihr weiteres Fortwirken durch eigene Thätigkeit befördert. — Ich schliesse mich vollkommen R. y Cajal an, wenn er sagt (a. a. O. S. 134): „In physiologischer Beziehung ist ein Wechsel im Sitz der retinalen Zellen ohne Bedeutung, vorausgesetzt, dass die Lage der Protoplasmaverzweigungen und die Richtung der functionierenden Fortsätze constant bleiben."

Aus dem Dargelegten ergiebt sich von selbst, dass ich das Stück der äusseren Körnerzelle vom Zellkörper bis zur Abgangsstelle der feinen im äusseren Plexus der plexiformen Schicht sich ausbreitenden Reiserchen nicht für einen Nervenfortsatz, aber auch nicht für einen Dendriten, sondern noch für ein Stück des Zellkörpers selbst halte; erst im Bereich des Plexus hört für mich der Zellkörper auf und beginnt der als „absteigender Ast" zum inneren Geflechte hinziehende zarte Nervenfortsatz, während ich die Fibrillen als cellipetale receptive Organe, als Dendriten auffasse.

Es handelt sich in diesem functionellen Verhalten durchaus nicht um eine isolirte Erscheinung, vielmehr liegt hier ein Anschluss an das Verhalten der meisten Nervenzellen bei Wirbellosen vor, und ich habe mit der obigen Darstellung auch meine Auffassung über die Wirkungsweise der meisten Unipolarzellen der Evertebraten gekennzeichnet. Vergegenwärtigen wir uns, dass bei dieser im Nervensystem der Wirbellosen verbreitetsten Zellform der Zellkörper in der Regel abseits, ausserhalb des Gebiets der Nervenverästelungen liegt. Woher soll nun die Zelle die Impulse für ihre eigene Thätigkeit beziehen, wenn nicht auf dem Wege der ersten Nebenzweige ihres Stammfortsatzes; diese müssen nun cellipetale Aufnahmeapparate sein, den Dendriten der Multipolarzellen entsprechend, und man wird auch hier mit vollem Recht das erste Stück des Stammfortsatzes bis zur Stelle wenigstens, wo die ersten Nebenfortsätze sich von ihm ablösen, in functioneller Hinsicht als einen stielförmig ausgezogenen Theil des Zellkörpers auffassen dürfen. Ich finde mich in der Auffassung der Nebenfortsätze als Dendriten — eine Ansicht, die ich schon an einer anderen Stelle (Der feinere Bau des Nervensystems, II. Aufl. S. 85) ausführlicher entwickelt habe — in

Uebereinstimmung mit Retzius; auch Bethe[1]) hat sich neuerdings in diesem Sinne ausgesprochen.

Der Leser wird bemerkt haben, dass was hier von den äusseren Körnerzellen gesagt wurde, sich ausschliesslich auf die grössere Gattung derselben beziehen kann. Wie steht es nun aber um die kleineren Elemente dieser Art? Da hier ein absteigender Fortsatz fehlt, können obige Ausführungen für sie nicht Geltung haben. Nun könnte man hier einer jeden functionellen Erklärung aufs bequemste aus dem Wege gehen durch die Annahme, dass in diesen Zellen vielleicht noch unreife nicht völlig entwickelte Elemente vorliegen — beziehen sich doch meine Erfahrungen, wie schon öfters betont, hauptsächlich auf junge Exemplare von Eledone. Allein auch eine andere Deutung ist möglich; man könnte annehmen, dass die zarten Endästchen, in die der Fortsatz im äusseren Plexus zerfällt, von verschiedener physiologischer Bedeutung sind: einzelne vielleicht receptiver Natur, andere wieder zur Reizabgabe bestimmt, und dass letzteren die Aufgabe zufällt, die von den Retinalfibrillen übernommene Erregung an jene noch zu schildernden inconstanten Fibrillen abzugeben, die die Ausläufer der inneren Körnerzellen und gewisser Markzellen in dieser Schicht bilden.

Die grossen oberflächlichen Nervenzellen der äusseren Körnerschicht halte ich ihrem ganzen Aussehen nach für Analoga der Spongioblasten (H. Müller) oder Amakrinen (R. y Cajal) der Wirbelthiernetzhaut. Die Aehnlichkeit ist wirklich auffallend, sie wird sich wohl Jedem aufdrängen, der die von mir in der Fig. 2, Taf. VI dargestellten Zellen mit den Abbildungen, die z. B. Cajal von den Amakrinen gibt, vergleicht. Hier wie dort sehen wir einen plumpen Zellkörper, eine weitausgedehnte, sich bald von einem längeren Stiele flächenhaft ausbreitende, bald mehr in diffuser Weise angeordnete Verästelung; Typus 1) unserer Zellen schliesst sich besonders auffallend an die „einschichtigen Amakrinen“ Cajal's, Typus 2) und 3) an die „diffusen“ an. Dass der

1) A. Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas etc. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 44, 1895, S. 615.

Sitz des Zellkörpers hier ein etwas anderer ist, als bei den Amakrinen, wird wohl keinen wesentlichen Unterschied abgeben, sind doch die topographischen Verhältnisse der Schichten hier durch die Verlagerung des Zellkörpers der Bipolaren ganz andere geworden. Wenn wir uns an den oben citirten Cajal'schen Ausspruch halten, dass in der Netzhaut die Lage des Zellkörpers in physiologischer Beziehung nicht von so grossem Belang ist, dass vielmehr die Ausbreitungsweise der Fortsätze in dieser Hinsicht den Ausschlag gibt, so werden wir die Analogie als eine vollkommene bezeichnen dürfen, denn das innere horizontale Geflecht, worin der Fortsatz unserer Zellen zur Ausbreitung gelangt, entspricht unverkennbar der inneren Molekularschicht der Wirbelthiernetzhaut.

Von der Gleichartigkeit oder Verschiedenheit der Wirkungsweise dieser Elemente im Vergleich zu den Amakrinen dürfen wir hier unsere Entscheidung nicht abhängig machen, denn die functionelle Stellung der letzteren ist noch durchaus nicht hinreichend klargelegt. Alle hierüber aufgestellten Annahmen tragen zu sehr den Stempel willkürlicher Annahmen an sich. Am schärfsten formulirt hat R. y Cajal seine diesbezügliche Ansicht (a. a. O. S. 165). Nach ihm sind die Amakrinen an der directen Fortleitung der Sehreize nicht betheiligt; ihre Aufgabe besteht vielmehr darin, in den Elementen, die kettenartig aneinander gegliedert diese Fortleitung besorgen, speciell in der dritten und vielleicht auch in der zweiten dabei betheiligten Nerveneinheit, also in den Ganglienzellen und Bipolaren, durch einen nicht näher definirbaren Einfluss den zur Reizleitung geeigneten Zustand anzuregen und wachzuhalten. Sie selbst empfangen nun aber wieder den Impuls zu dieser Einwirkung vom Centralorgan her, auf dem Wege der von R. y Cajal histologisch zuerst nachgewiesenen „centrifugalen" Fasern.

Nichts würde uns histologischerseits daran hindern, die Anschauung des spanischen Histologen auch bei unseren Zellen durchzuführen. Auch hier giebt es ja wie wir gesehen haben ganz ähnliche centrifugale Fasern, die sich in allen drei Schichten der plexiformen Schicht verästeln und somit auf die oberflächlichen grossen Zellen durch Verflechtung mit deren absteigendem Fortsatze vom Centrum kommende Reize übertragen könnten, auch hier treten die Endspitzen der Verästelung unserer Zellen in in-

nigste Beziehungen zu den Dendriten der den Ganglienzellen entsprechenden Elemente. Und doch könnte ich mich dieser Deutung hier nicht anschliessen, weil sie auf mich den Eindruck der Gezwungenheit machen würde. Die einfachste und richtigste Deutung scheint mir vielmehr die zu sein, dass wir es hier mit Zellen zu thun haben, deren Bestimmung darin liegt, die durch eine beschränktere Zahl von Retinalfasern ihnen mitgetheilte Erregung vermöge ihrer umfangreichen Verästelung auf eine grössere Zahl von inneren Körnerzellen und Markzellen zu übertragen und auszubreiten. Im Speciellen stelle ich mir hierbei ihre Wirkungsweise ganz ähnlich vor, wie ich sie bei den äusseren Körnerzellen dargelegt habe. Bei seinem Durchgang durch den äusseren Plexus wird der Fortsatz umflochten von den benachbarten Retinalbüscheln und empfängt so von ihnen die Impulse, die er weiter fortzupflanzen hat. Diese Reizaufnahme wird befördert durch die zarten, allerdings nicht besonders zahlreichen und auch nicht konstanten Fibrillen, die wir an ihm oft im Bereich des Plexus wahrnehmen; aber wenn solche auch nicht vorhanden sind, kann man sich diese Uebertragung leicht vorstellen, denn was hindert uns, anzunehmen, dass auch der Stamm eines Dendriten, wenn er von Faserverästelungen umstrickt wird, zur Reizaufnahme geeignet ist. Die kräftigen absteigenden Aeste besorgen dann die Ausbreitung der Erregung auf den inneren Plexus, den Hauptsitz der Dendriten der dritten, reizableitenden Nerveneinheit. Wozu dienen aber die zarten Aestchen, die wir manchmal von den schon im inneren Plexus hinziehenden Endzweigen wieder in das äussere Geflecht zurückbiegen sehen? Auch sie lassen sich erklären im Zusammenhalt mit der Thatsache, dass bei der dritten Nerveneinheit, besonders bei der einen Gattung derselben (den grossen tiefgelegenen Markzellen), der aufsteigende Dendrit oft auch im äusseren Plexus kleine receptive Fibrillen entsendet, zum Beweise, dass er auch in dieser Schicht einige Reize empfängt. Diese Reize könnten nun allerdings diesen Fibrillen direkt von den Retinalbüscheln zugeführt werden, wodurch eine zweite Möglichkeit (vergl. S. 97) einer direkten, verkürzten Leitungsbahn gegeben wäre, aber andererseits können auch die in Rede stehenden aufsteigenden Aeste im Spiele sein, wobei freilich schwer zu sagen wäre, warum

diese Fasern anstatt gleich im äusseren Plexus selbst an dem die Schicht durchsetzenden Stück des Stammfortsatzes zu entspringen, den Umweg durch die ganze Tiefe der plexiformen Schicht machen.

Mit dieser Stellungnahme in Bezug auf die Funktion der grossen oberflächlichen Zellen ist auch schon die Frage beantwortet, ob ihr Fortsatz als ein Dendrit oder als der Neurit aufzufassen sei. Für die Amakrinen der Wirbelthiernetzhaut hat bekanntlich Cajal die Frage dahin beantwortet, dass der in der Einzahl vorhandene Fortsatz einen Dendrit darstelle. Auf dem Boden unserer Anschauung ist natürlich der Fortsatz unserer, den Amakrinen entsprechenden Zellen bis zu dem äusseren Geflecht der plexiformen Schicht als Dendrit oder richtiger als verlängerter Zellkörper aufzufassen, die absteigenden Theilungsäste als Nervenfortsätze. Dem dendritenartigen Charakter des ersten Stückes entspricht auch die schon angedeutete Thatsache, dass jene färbbaren Substanzmassen, die wir im Zellkörper fanden, sich in dieses Stück hinein erstrecken; handelte es sich hier gleich von Anfang an um einen wirklichen Nervenfortsatz, so würden diese Schollen höchst wahrscheinlich fehlen, denn wir sehen sie Halt machen an dem Ursprunge des Neuriten in den meisten Nervenzellen der Wirbelthiere [1]), und das Gleiche fand ich unlängst auch an den riesigen Nervenzellen von einigen Opisthobranchiern.

Mit der Betrachtung der Elemente der inneren Körnerschicht gelangen wir zur dritten Nerveneinheit, zu derjenigen, der die Ableitung der Sehreize aus der Sehlappenrinde zufällt; alle hier vorhandenen Elemente sind zunächst also in funktioneller Hinsicht mit den Ganglienzellen der Wirbelthiernetzhaut in eine Reihe zu stellen. Aber auch in morphologischer Hinsicht ist die Aehnlichkeit unverkennbar, freilich bestehen auch gewisse Abweichungen. Dass die inneren Körnerzellen relativ kleine Gebilde sind, kaum grösser als die den Bipolaren entsprechenden äusseren Körnerzellen, bildet keinen

1) K. Schaffer (Budapest), Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Achsencylinders im Verhältnisse zu den protoplasmatischen Fortsätzen. Neurol. Centralbl. Jahrg. XII, 1893 S. 849.

wesentlichen Unterschied: findet man doch auch unter den Ganglienzellen der Wirbelthiere, namentlich bei Vögeln und Reptilien, auffallend kleine Exemplare (Cajal). Beachtenswerth ist dagegen der Unterschied, dass hier der Fortsatz keineswegs mit der dem oberen Dendritenbusch der Ganglienzellen entsprechenden Verästelung im inneren Plexus endigt, vielmehr nach Abgabe dieser Fibrillen noch weiter emporzieht bis in die äussere Körnerlage, wo er dann zwischen den Zellen in verschiedener Höhe zugespitzt endigt. Wenn nun auch an den entsprechenden Nervenelementen der Wirbelthiernetzhaut, den Ganglienzellen, nichts Analoges nachzuweisen ist, so zeigen uns doch wieder andere Elemente der Netzhaut bei Amphibien, Reptilien und Vögeln Verhältnisse, die uns die Gegenwart dieser oberen Verlängerung minder befremdlich erscheinen lassen, ja ihr das Gepräge einer aussergewöhnlichen Erscheinung völlig nehmen. Ich habe hier jenes merkwürdige Anhängsel der Bipolarzellen im Auge, das als „Landolt'sche Keule" oder richtiger „Faser" bekannt ist. Auch bei den mit diesem Fortsatz ausgestatteten Bipolaren schliesst der aufsteigende Zellkörperabschnitt mit dem der äusseren plexiformen Schicht angehörenden receptiven Büschel nicht ab, sondern erstreckt sich darüber hinaus eben in Form der „Landolt'schen Faser" in die äussere Körnerschichte, ja sogar in die Stäbchen- und Zapfenlage, um erst etwas jenseits der Membrana limitans zu endigen. Nach Dogiel's neuesten Mittheilungen [1]) scheinen auch an den Bipolaren der menschlichen Netzhaut Andeutungen einer Landolt'schen Faser vorhanden zu sein, wobei die Aehnlichkeit derselben mit den in Rede stehenden Fortsatzverlängerungen bei Cephalopoden um so grösser erscheint, als die Fasern nicht so hoch hinaufreichen, wie bei den Sauropsiden und Reptilien, sondern wie bei den Cephalopoden schon innerhalb der äusseren Körnerschichte endigen.

Ich habe lange darüber nachgedacht, mit welcher Funktion man die obere Verlängerung des aufsteigenden Dendriten der inneren Körnerzellen in Verbindung bringen könnte, habe aber gar nichts Befriedigendes ausfindig machen können. Das im

1) A. S. Dogiel, Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Erste Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 38, Tafel XIX, Fig. 1.

äusseren Plexus gelegene Stück kann noch für den direkten Reizübertragungsweg in Anspruch genommen werden, indem man annehmen darf, dass der Fortsatz hier direkt von Seiten der Retinalfibrillen Erregungen in sich aufnehmen kann; diese Annahme findet eine Stütze in der Thatsache, dass dem Fortsatz hier mitunter kleine Seitenfibrillen angefügt sind. Aber mit dem letzten, in der äusseren Körnerschicht gelegenen Stück weiss man wirklich nicht was anzufangen. So lange also nicht Jemand eine plausible Erklärung für die Bestimmung dieses Endstückes beibringt, glaube ich mich zur Annahme berechtigt, dass hier ein funktionell unwichtiger Anhang vorliegt. In funktioneller Hinsicht hört der Dendrit also schon mit dem ersten oder mit dem zweiten Büschel auf, was noch darüber liegt, ist schon als überflüssige „Wucherung" aufzufassen, geradeso wie bei den Rückenmarkzellen der Säuger jene Endspitzen der Dendriten der motorischen Zellen, die in die weisse Substanz hineinragen (Golgi, Kölliker u. A.), in ein Gebiet, wo sie gewiss keine Faserverästelungen finden, von denen sie Reize empfangen könnten. Die gleiche Schwierigkeit besteht auch betreffs der funktionellen Deutung der Landolt'schen Keulen der Wirbelthiere. Soviel ich weiss, hat noch Niemand, weder Cajal oder Dogiel noch aber ein Anderer versucht, sie mit einer bestimmten Leistung zu verknüpfen.

Abgesehen also von dieser einzigen Differenz sowie vielleicht noch von der Thatsache, dass die inneren Körnerzellen manchmal an ihrem Zellkörper noch einige kleine seitliche dendritenartige Anhänge haben, während die Ganglienzellen der Vertebratenretina ausser ihren in die innere plexiforme Schicht eintretenden Dendriten und ihrem Nervenfortsatze keine Ausläufer besitzen, besteht zwischen den beiden Zellgattungen eine grosse Analogie, und namentlich stimmen sie in Bezug auf ihre funktionellen Verknüpfungen ganz überein. Bei beiden sehen wir den unteren Pol mit einer Nervenfaser zusammenhängen, die die Erregung centripetalwärts ableitet, auf der anderen Seite vom oberen Zellenende einen starken Dendriten ausgehen, der sich in der plexiformen Schicht verästelt. Das Hauptausbreitungsgebiet des letzteren Fortsatzes ist beim Wirbelthier die innere plexiforme Schicht, beim Cephalopoden der innere Plexus der plexiformen Lage. Die beiden Schichten entsprechen

sich also; dort wirken auf jene Dendritenaufzweigungen die unteren Endbüschel der Bipolaren ein, hier die absteigenden Aestchen der äusseren Körnerzellen und oberflächlichen Riesenzellen. Ebenso wie beim Wirbelthier sehen wir hier also die Lichtreize durch eine dreigliederige Kette ihren Weg nehmen, bestehend aus einer reizaufnehmenden, reizübertragenden und reizableitenden Nerveneinheit, nur ist hier die erste davon weit weg von den beiden anderen verlagert; auch scheint, wie schon erwähnt, neben diesem dreigliederigen Wege noch ein einfacherer, zweigliederiger zu bestehen, indem einerseits die Fortsätze der ersten Einheit, die Retinalfasern, vermöge ihrer absteigenden Endästchen wahrscheinlich auch direkt auf die oberen Büschel der inneren Körnerzellen einwirken können, andererseits aber die dritte Nerveneinheit durch ihren aufsteigenden Dendriten direkt mit den zarten Fibrillen der ersten Einheit in Beziehung treten kann.

Die Gegenwart von grösseren Zellformen in den tiefsten Lagen der inneren Körnerschicht schliesst sich ungezwungen an die Verhältnisse bei Wirbelthieren an, denn auch hier, namentlich bei Säugern, besteht in der Ganglien-

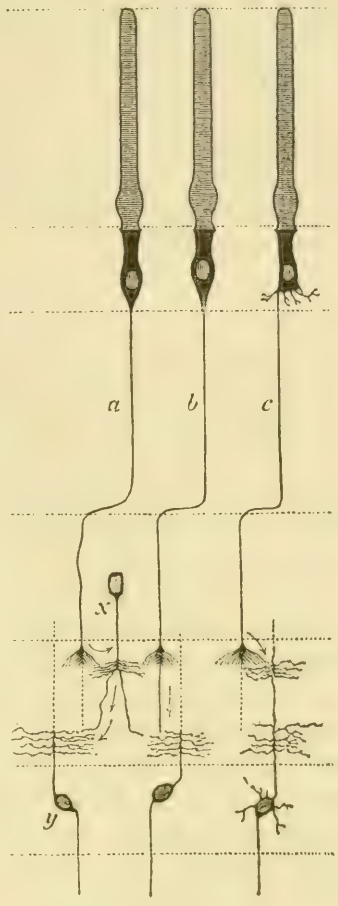


Fig. 3.

Schematische Darstellung der Uebertragung der optischen Reizwelle von den Sinneszellen der Netzhaut auf das Mark des Sehlappens. a = indirekter Weg: die Erregung wird im äusseren Plexus der plexiformen Schicht durch die feinen Fibrillen der Retinalfasern auf die receptiven Fibrillen der äusseren Körnerzellen (x) übertragen, die absteigenden Aeste der letzteren leiten sie in den inneren Plexus, wo sie von den Fibrillen der inneren Körnerzellen (y) aufgenommen werden. — b = di-

rekter Weg, erste Möglichkeit: die Retinalfaser führt durch ihren absteigenden Endast die Erregung direkt den Fibrillen der inneren Körnerzelle zu. *c* = zweite Möglichkeit: die Erregung wird von den inneren Körnerzellen schon im äusseren Plexus übernommen auf dem Wege der (inkonstanten) Fibrillen, die ihr Fortsatz in dieser Schicht abgiebt.

zellenschicht der Netzhaut eine Vermischung von Zellen kleinerer und grösserer Art, wobei die Unterschiede so beträchtlich sind, dass Cajal sich veranlasst sieht, einen besonderen „Riesentypus" zu unterscheiden.

Die plexiforme Schicht erscheint uns nach dem Gesagten also als eine Verbindung zweier funktionell sehr verschiedener Nervengeflechte, von denen das eine die Reizübertragung von der ersten auf die zweite Nerveneinheit, die andere von der zweiten auf die dritte Einheit besorgt. Zu einer gemeinsamen „plexiformen Lage" sehen wir hier vereinigt, was in der Wirbelthiernetzhaut als „äussere und innere plexiforme Schicht" getrennt besteht. Die doppelte Zusammensetzung prägt sich in den beiden horizontalen Plexus aus.

Es ist nicht schwer, die unmittelbare Ursache dieser Verschmelzung anzugeben; sie besteht darin, dass die Zellkörper der „äusseren Körner" und „oberflächlichen grossen Nervenzellen", die beim Wirbelthier als Bipolare und Amakrinen oder zusammen betrachtet als „innere Körnerschichte" eine Scheidewand zwischen den beiden plexiformen Schichten bilden, hier über die äussere plexiforme Schicht hinaus verlagert sind.

Was die sporadischen in der plexiformen Schicht gelegenen Zellen betrifft, so habe ich es bei ihrer Beschreibung als möglich bezeichnet, dass sie verlagerte Körnerzellen darstellen. Indess dürfen wir auch eine zweite, ebenfalls schon angedeutete Möglichkeit nicht ausser Acht lassen, und indem ich dies schreibe, drängt sie sich mir mehr und mehr als die wahrscheinlichere auf. Diese Möglichkeit besteht darin, dass es sich um Analoga der „Horizontalzellen", d. h. der bei Wirbelthieren in der äusseren plexiformen Schicht befindlichen sporadischen Nervenzellen handelt. Hierfür liesse sich auch geltend machen, dass

sie eine ähnliche Lage aufweisen, wie jene Zellen beim Wirbelthier, indem sie sich mit Vorliebe an die untere Grenze des äusseren Plexus halten.

Die „Gliazellen" der plexiformen Schicht sind natürlich als Analoga den Müller'schen Stützzellen der Wirbelthiere anzusprechen. Ihre ansehnliche Entwickelung fordert geradezu zur Diskussion der Frage heraus, welche Aufgabe sie durch ihre Anwesenheit erfüllen? Von den verschiedenen Ansichten, die über die Bestimmung der „Glia" im Allgemeinen aufgestellt worden sind, können meines Erachtens überhaupt nur zwei ernstlich in Betracht kommen. Die eine davon, die ältere, erblickt in den „Gliazellen" Stützvorrichtungen zum mechanischen Schutze der Elemente des Nervensystems; sie hat jüngst in Weigert[1]) einen beredten Anhänger gefunden. Weigert knüpft bei seinen Ausführungen an die bekannte Lehre von der Architektur der Spongiosa an und führt in anregender Darstellung aus, wie vielleicht für die Anordnung der „Gliafasern" ebenso wie für die Knochenarchitektur die Gesetze der graphischen Statik maassgebend sein könnten. Für Pedro Ramón[2]), R. y Cajal[3]) und Cl. Sala[4]) dagegen sind die Gliazellen (Spongiocyten) Isolirvorrichtungen, zu dem Zwecke angebracht, das zweckwidrige Uebergreifen der nervösen Reizströme von Faser auf Faser zu verhindern.

Es liegt mir die Absicht fern, in dieser Frage in ihrer allgemeinen Fassung ein Votum abzugeben, ich möchte vielmehr das, was ich zu sagen habe, nicht über den vorliegenden Specialfall ausgedehnt wissen. Was in dem uns vorliegenden Falle zunächst auffällt, und was vielleicht einen Anhaltspunkt für eine Entscheidung in dieser Frage bieten könnte, ist die Thatsache, dass sich hier die „Gliazellen" von den drei Schichten der Seh-

1) C. Weigert, Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia. Festschrift z. 50jährigen Jubiläum d. ärztl. Vereins zu Frankfurt a. M. Frankfurt 1895, S. 125.

2) P. Ramón, El encéfalo de los reptiles. Barcelona 1891, p. 10.

3) S. R. y Cajal, Significación fisiologica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las células de la sustancia gris. Barcelona 1891, p. 22 und 23.

4) Cl. Sala y Pons, La neuroglia de los Vertebrados. Barcelona 1894, p. 39.

lappenrinde gerade nur auf die plexiforme Schicht beschränken. Es drängt sich nun gleich die Frage auf: ist diese Schicht stützbedürftiger als die beiden „Körnerschichten“ oder nicht. Diese Frage muss nun unbedingt bejaht werden, denn eine Lage, die sich aus einem Gemenge zartester Fäserchen aufbaut, wird sich an Widerstandsfähigkeit mit einem Complex dicht gedrängt stehender Zellen nicht messen können. So scheinen auf den ersten Blick die Aussichten für die erste Auffassung günstiger zu liegen. Indessen wenn wir genauer zusehen, wendet sich das Blatt. Die plexiforme Schicht besteht ihrerseits wieder wie wir gesehen haben aus mehreren Unterschichten, die von sehr verschiedener Dichtigkeit sind. Während sich die beiden „Horizontalplexus“ durch sehr dicht geflochtene Beschaffenheit auszeichnen, fällt die breite „Mittelzone“ durch das Gegentheil auf, sie entbehrt des feinen Fibrillengeflechtes, das die beiden Plexus zu dem macht, was sie sind, vollkommen, und man darf annehmen, dass hier neben den Fasergebilden noch eine gewisse Menge einer „Zwischensubstanz“ vorhanden sein muss. Wie verhalten sich nun unsere „Gliazellen“ in der Vertheilung dieser Verästelung auf die genannten drei Schichten? Sind sie wirklich Stützgebilde, so dürfen wir erwarten, dass sie gerade der Mittelzone ihre Hauptschutz angedeihen lassen, d. h. hier ihre dichtesten Verästelungen bilden. Ein Blick aber auf Fig. 7, Taf. VII belehrt uns vom Gegentheil. Die meisten Zellen zeigen die reichste Verzweigung im äusseren Geflecht, ausserdem giebt es noch Zellen, wie Zelle *b*, die im inneren Geflecht einen besonders dichten Busch bilden, mit strenger Beschränkung auf die Grenzen dieses Geflechtes; auf die Mittelzone ist in der Verästelungsweise der Zellen kaum Rücksicht genommen. Bemerkenswerth sind noch die auffallenden Varikositäten, die die Aeste im Bereich des äusseren Plexus bilden. Die beiden Horizontalplexus sind aber die Schichten, in denen die wichtigsten, die Uebertragung der Schimpulse vermittelnden Contakte stattfinden, in denen aber zugleich die dichteste Verflechtung aller möglichen Fasern Platz greift. Deshalb spricht mir hier die Pedro Ramón'sche Hypothese mehr zu; ich stelle mir vor, dass die gesetzmässige Fortpflanzung der Lichtreize durch bestimmte Contakte dadurch gesichert wird, dass die buschigen Gliafaserverästelungen in der Weise in dieses Fasergewirr eingreifen, dass sie zwischen den-

jenigen Fasergebilden, zwischen denen keine Reizübertragung stattfinden soll, Isolatoren bilden.

In Bezug auf das Marklager des Sehlappens bin ich nach reiflicher Ueberlegung zu der Ueberzeugung gekommen, dass es, mit den Verhältnissen der Wirbelthiere verglichen, nicht mehr zur „Netzhaut" zu rechnen, sondern als ein „primäres Centrum" aufzufassen ist, mit anderen Worten, dass es den im Mittelhirn gelegenen optischen Centren der Wirbelthiere, also dem Lobus opticus der Vögel und niederen Vertebraten, den vorderen Vierhügeln etwa der Säuger entspricht. Dies ist gewiss ein merkwürdiges Ergebniss, denn nachdem wir beim Cephalopoden die beim Wirbelthier so eng verbundenen Netzhautschichten weit auseinandergesprengt fanden, tritt uns hier im Gegentheil eine Verschmelzung der Netzhaut mit einem Hirntheil entgegen, der beim Vertebraten von der Retina weit entfernt liegt; es ist, als ob jene Trennung durch diese Verschmelzung compensirt werden sollte. — Man kann also, immer die Verhältnisse bei Wirbelthieren vor Augen haltend, den Lobus opticus der Cephalopoden definiren als ein Sehganglion mit darüber gestülpter Netzhaut, wobei die oberflächlichste Netzhautschicht abgespalten und als eine besondere Membran distalwärts verlagert erscheint.

Was mich zu einer solchen Homologisirung veranlasst, das ist die Beschaffenheit der vielen Nervenzellen, die das Marklager bevölkern. Die überwiegende Mehrzahl davon steht nämlich zur Sehlappenrinde nicht in direkter histologischer Beziehung; sie empfangen die Erregung, die sie durch ihren nach dem Hilus hinstrebenden Fortsatz den medianen Hirncentren zuzuführen haben, nicht direkt in der Sehlappenrinde, sondern indirekt von ihr in der Weise, dass ihre kurzen Dendriten von den Endigungen des Nervenfortsatzes der inneren Körnerzellen umflochten werden, ebenso wie wir beim Wirbelthier die Zellen des Mittelhirns oder richtiger ihre Dendriten von den prächtigen baumförmigen Verästelungen der Opticusfasern umflochten sehen (vergl. van Gehuchten[1]). Die Umflechtung erfolgt im Mark-

1) A. van Gehuchten, La Structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 37.

lager des Cephalopodensehlappens natürlich innerhalb jener „weissen Substanz", die die Maschen des von den Zellbalken gebildeten Netzes ausfüllt. Jetzt wird uns erst die sehr complicirte Beschaffenheit, der geflechtartige Charakter dieser Fasermassen verständlich. Sie bestehen nicht nur aus den verästelten Dendriten und den centripetalwärts ziehenden Nervenfortsätzen der Markzellen, sondern begreifen auch die Endarborisationen der Neuriten wohl der meisten inneren Körnerzellen in sich und noch dazu wahrscheinlich auch verästelte Endigungen von Nervenfasern, die von den Centralganglien kommend im Sehlappenmark frei auslaufen.

Dass wir mit dieser Auffassung das Richtige getroffen haben, dafür ist auch der Umstand ein Beweis, dass im Lichte dieser Homologisirung auch die auf S. 82 beschriebenen „Zellen mit aufsteigendem Fortsatze" ihre Erklärung finden, d. h. auf entsprechende Elemente beim Wirbelthier zurückgeführt werden können. Die Elemente bei Vertebraten, die ich hier meine, sind jene Zellen des Mittelhirns oder des Thalamus opticus (Cajal), deren Nervenfortsätze im Sehnerven peripheriewärts laufen, um in der Netzhaut jene freien Endigungen zu bilden, die, schon früher von v. Monakow[1]) auf Grund von Degenerationsergebnissen erschlossen, vor einigen Jahren von R. y Cajal[2]) mit Hülfe der Golgi'schen Methode histologisch dargestellt worden sind. Bei Vögeln sind es nach Cajal (Retinawerk S. 111) „dicke Fasern, welche aus dem Sehnerv stammen, die innere plexiforme Schicht durchsetzen und bis zum Niveau der amakrinen Zellen aufsteigen; hier zerfallen sie in ein Endbäumchen mit dicken, varikösen und vollständig frei endigenden Zweigen". Freilich handelt es sich bei den aufsteigenden Fortsätzen unserer Zellen nicht um „dicke", sondern um recht zarte Fasern, auch ist die Verästelung nicht immer endbäumchenartig, allein das sind wohl nicht wesentliche Unterschiede, nicht Abweichungen, die einen Vergleich ausschliessen könnten. Auch bei den Säu-

1) C. v. Monakow, Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Archiv f. Psychiatrie Bd. XX, 1889, S. 714.

2) S. R. y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII, 1891, S. 337.

gern scheinen diese „centrifugalen Fasern“ vorhanden zu sein (vergl. Cajal S. 143).

Die Bestimmung der Function dieser Fasern ist sowohl beim Wirbelthier wie hier eine Sache von grosser Schwierigkeit. Sofern wir uns an das von van Gehuchten[1]) und R. y Cajal[2]) ausgesprochene, von Retzius[3]) und dem Verf.[4]) befürwortete Gesetz der „dynamischen Polarität der Nervenzellen“ halten, d. h. an das Axiom, dass der Nervenfortsatz immer cellifugal, die Dendriten cellipetal leiten, so müssen wir annehmen, dass diese Fasern von ihren Ursprungszellen her der Netzhaut resp. der Sehlappenrinde irgendwelche Impulse zuführen. Welcher Natur sind nun aber diese Impulse? Nach van Gehuchten (Lobes optiques S. 31) haben diese Fasern die Aufgabe, die Netzhaut von der Natur und Intensität der durch den Sehnerven schon dem Gehirn zugeführten Erregungen rückläufig in Kenntniss zu setzen (?). R. y Cajal's Auffassung haben wir schon oben S. 104 geschildert. Ich selbst hatte noch (Feinerer Bau des Nervensystems, II. Aufl. S. 128) auf die Möglichkeiten hingewiesen, dass durch die fraglichen Fasern ein Einfluss auf den Contraktionszustand der Zapfen (Engelmann, Hammacher) oder die Lage des Pigments ausgeübt wird. Diese beiden letzteren Momente fallen natürlich in unserem Falle weg. — In Ermangelung einer befriedigenderen Auffassung und von der Meinung ausgehend, dass eine auch nicht ganz überzeugende Hypothese besser ist als überhaupt keine Erklärung, möchte ich mich hier der Cajal'schen Meinung als der noch immerhin plausibelsten anschliessen, dass die Fasern einen Reiz vom Centrum her auf die Netzhaut zu übertragen haben, der für die Function der letzteren irgendwie förderlich ist. Nach Cajal's Meinung bedienen sich dabei diese Fasern der Vermitte-

1) A. van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La Cellule, Tome VII, 1891, p. 83.

2) S. R. y Cajal, Sobre el papel desempeñado per los expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las cellulas centrales. Barcelona 1891.

3) G. Retzius, Zur Kenntniss der ersten Entwickelung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biol. Unters. Neue Folge V, 1893, S. 54.

4) Der feinere Bau des Nervensystems. II. Aufl. S. 141.

lung der Amakrinen. Dies könnte nun allerdings — wenn man Amakrinen bei unserem Objekt durch oberflächliche Riesenzellen ersetzt — für unser Objekt, die Sehlappenrinde von Eledone, nicht als wahrscheinlich bezeichnet werden. Betrachten wir die Endigungsweise unserer Fasern, so fällt vor allem die Thatsache auf, dass ihre Verästelung ausschliesslich in der plexiformen Schicht erfolgt, also in demjenigen Gebiet, in dem die wichtigsten Contacte der Zellausläufer stattfinden, in dem die Uebertragungen der Reize von einer Nerveneinheit auf die andere vor sich gehen. Nicht auf die Zellkörper scheinen es also jene Fasern mit ihrer Erregung abgesehen zu haben, sondern gerade auf die Stellen der „Articulationen" der Nerveneinheiten, *das Ueberspringen der Reizwellen von einem Büschelchen auf das andere scheint durch ihren anregenden Einfluss erleichtert zu werden.*

Leider muss dieser Vergleich mit einem „Misston" enden, mit der Constatirung eines Unterschiedes, dem ich freilich eine besondere Bedeutung nicht zumessen könnte. Um die *grossen, weitausgebreiteten Dendriten* handelt es sich, die in der Sehlappenrinde eine so auffallende Erscheinung bilden und die wir mit einiger Wahrscheinlichkeit auf grosse Nervenzellen zurückführen konnten, die in tieferen Schichten des Markes, oft in der Nähe des Hilus liegen. Wenn das Mark, wie wir anzunehmen alle Berechtigung haben, dem Mittelhirnganglion der Vertebraten entspricht, so bleibt unser Befund ohne Analogon bei den Vertebraten, denn wir kennen hier keine Zellen, die, im Mittelhirn gelegen, ihren Nervenfortsatz centralwärts, einen kräftigen Dendriten aber in die Netzhaut senden.

Freilich ist hier gleich zu bemerken, dass die Dendritennatur dieser Fasern nicht ganz als gesichert hingestellt werden kann, ich habe auch in dieser Beziehung an der Stelle, wo ich sie beschrieb, die gehörige Reserve walten lassen. Wer weiss, vielleicht handelt es sich doch um „aufsteigende Nervenfortsätze" einer noch nicht bestimmten Zellenart und entspricht jene mit einem gewissen Vorbehalt ausgesprochene Annahme, die sie als Aeste den grossen „tiefen Markzellen" zutheilt, Zellen also, die ihren Neuriten, wie mir scheint, in den Pedunculus senden, nicht dem Sachverhalte. — Dies ist möglich, aber einstweilen, bis mir das Gegentheil bewiesen wird, muss ich an der oben auf-

gestellten Ansicht als an der wahrscheinlicheren festhalten und muss daher versuchen, im Rahmen meiner Auffassung eine Erklärung für diese Zellen zu finden. Diese Erklärung könnte nun darin gesucht werden, dass hier dislocirte und besonders voluminös entfaltete „innere Körnerzellen" vorliegen. Dass solche Zellversprengungen in der Netzhautstructur vorkommen können, ja sehr häufig vorkommen, beweisen uns die schon oben angeführten Erfahrungen an der Wirbelthiernetzhaut. Ist die Sehlappenrinde wirklich als „Retina" aufzufassen, so darf es uns nicht Wunder nehmen, wenn auch hier solche Zellverlagerungen stattfinden. Dass diese Dislocation in das einem Centralganglion entsprechende Marklager erfolgt, erklärt sich eben daraus, dass dieses Centralganglion hier zur „Retina" ganz andere räumliche Beziehungen aufweist, als beim Wirbelthier. Fragen wir uns zum Schlusse, wozu diese reichlich ausgebreiteten Dendriten dienen könnten, so ergiebt ein Blick auf die Figuren, in denen sie dargestellt sind, dass ihre Bestimmung nur darin liegen kann, Schimpulse, die durch eine grössere Anzahl von Retinalfasern der Sehlappenrinde zugeführt werden, in sich zu sammeln, zu concentriren. Sie würden demnach in functioneller Hinsicht in einem gegensätzlichen Verhältniss stehen zu den „oberflächlichen grossen Zellen", denen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit als Function die Ausbreitung der in den Sehlappen hineingetragenen Reize zutheilen konnten.

Nachtrag.

Mehrere Wochen, nachdem ich vorliegenden Aufsatz der Redaction dieses Archivs eingesendet hatte, erschien in No. 12 Bd. XI des Anatomischen Anzeigers eine kurze vorläufige Mittheilung von Fr. Kopsch über denselben Gegenstand („Das Augenganglion der Cephalopoden", A. A. Bd. XI, 1895, S. 361), auf die ich hier mit einigen Worten eingehen möchte; ein ausführlicher Vergleich meiner Befunde mit denen von Kopsch scheitert an der Kürze der genannten Mittheilung. Wenn ich einerseits mit Vergnügen konstatiren kann, dass wir in der Hauptsache einig sind — in der Erkenntniss nämlich, dass die Cephalopodenretina nur der äussersten Schichte der Wirbel-

thiernetzhaut, nur den Stäbchen- und Zapfenzellen entspricht, ein Sachverhalt, der freilich schon in meiner früheren Cephalopodenarbeit, wenn auch zunächst als Möglichkeit, aber mit allen Attributen der Wahrscheinlichkeit ausgestattet, vorgetragen wurde: so ergeben sich auf der andern Seite in vielen Einzelheiten unserer Darstellungen Abweichungen, die ich mir nicht leicht erklären kann, auch nicht, wenn ich berücksichtige, dass die Untersuchungen von Kopsch an einem dekapoden Cephalopoden (Loligo), die meinigen aber an einem octopoden (Eledone) angestellt wurden. Was mich hauptsächlich überrascht, ist die abweichende Schilderung, die Kopsch von der Endigungsweise der „Retinalfasern" (Stäbchenfasern) in der Sehlappenrinde giebt, sowie auch der Umstand, dass die Zellen, die bei Eledone (und nach Stieda auch bei der mit Loligo verwandten Sepia) fast die auffallendsten Elemente der Sehlappenrinde bilden: die oberflächlichen Riesennervenzellen, bei Kopsch weder Erwähnung noch bildliche Darstellung finden. Auch vermisse ich eine Erwähnung der Gliazellen der plexiformen Schicht, der „centrifugalen peripherischen Fasern", der weitausgebreiteten Dendritenbäume der plexiformen Lage und anderer Dinge. Aber mögen unsere vollkommen unabhängig von einander und zur gleichen Zeit ausgeführten Untersuchungen in manchen Einzelheiten zu abweichenden Ergebnissen geführt haben, erfreulich ist, dass wir in principieller Hinsicht zu dem gleichen Resultate gelangt sind.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI—VIII.

Sämmtlichen Abbildungen dienten Golgipräparate aus dem Sehlappen von Eledone moschata als Vorlage. Die dargestellten Zellen sind immer aus mehreren Präparaten unter Anwendung eines Zeiss'schen Zeichenapparates in eine Zeichnung eingetragen. Um die Bilder nicht zu complicirt zu gestalten, sind in jeder Figur jeweilen nur 1—2 Zellsorten dargestellt worden. Die auf der Oberfläche des Sehlappens gelegenen Retinalfaserbündel sind mit Ausnahme der Figur 2 und der schematischen Figur 8 weggelassen.

Fig. 1. Endigungsweise der Retinalfasern in der plexiformen Schicht des Sehlappens. Schichtenfolge: 1 äussere Körnerschicht, 2—6 plexiforme Schicht, 7 innere Körnerschicht, 8 Markschicht. In der plexiformen Schicht: 2 äusserer heller Saum, 3 äusserer horizontaler Plexus, 4 Mittelzone, 5 innerer horizontaler Plexus,

6 innerer heller Saum. — In *a* und *b* sind die mächtigen Verästelungen von drei starken, aus der Tiefe des Markes aufsteigenden, wahrscheinlich von grossen Markzellen herstammenden Dendriten dargestellt, bei *a* giebt der Dendrit schon in der inneren Körnerschicht Nebenäste ab. — *c*: eine Körnerzelle mit imprägnirtem Nervenfortsatz; der aufsteigende Dendrit lässt sich bis zur Oberfläche verfolgen, wo er zugespitzt endigt.

Fig. 2. Grosse oberflächliche Nervenzellen der äusseren Körnerschicht. *a* = erste Gattung, die Theilung des Fortsatzes erfolgt erst im inneren Plexus; *b* = zweite Gattung, der Fortsatz theilt sich im äusseren Plexus; *c* = dritte Gattung, der Fortsatz gabelt sich schon in der äusseren Körnerlage. — In *d*, *e* und *f* sind drei äussere Körnerzellen (grössere Gattung), und zwar solche mit relativ kurzen absteigenden Fortsätzen zur Darstellung gebracht; die bei *f* vorhandene Besonderheit, dass der Fortsatz sich schon in der äusseren Körnerschicht theilt, gehört zu den Seltenheiten.

Fig. 3. Aeussere Körnerzellen. Mit Ausnahme der Zellen *d*, *e*, *f* gehören alle der grösseren, zahlreicheren Gattung an. Bei den Zellen *a*, *b*, *c* erreichen die absteigenden Aeste den inneren Plexus nicht. *d*, *e*, *f* = kleine Körnerzellen.

Fig. 4. Innere Körnerzellen. Der (absteigende) Nervenfortsatz erscheint bei den meisten nur eine kurze Strecke imprägnirt. Die meisten Zellen von bipolarem Typus. Die Zellen *a*, *b*, *c*, *d* unterscheiden sich von den anderen dadurch, dass ihr aufsteigender Hauptdendrit auch im äusseren Plexus einige feine Fibrillen abgiebt. Bei den Zellen *e*, *f*, *g* ist der aufsteigende Dendrit absichtlich nicht dargestellt. *h*, *i* = grössere, ausgesprochen multipolare Gattung der inneren Körnerzellen. — *k*, *l* = Verästelungen zweier aus tiefen Schichten des Markes kommenden Dendriten.

Fig. 5. Nervenzellen aus dem Marklager des Sehlappens. *a*, *b*, *c*, *f* = unipolare, *d*, *h*, *i*, *j* = bipolare, *e*, *g*, *k* = multipolare Zellen.

Fig. 6. Verschiedene Fasergebilde der Sehlappenrinde. Schwarz: Verästelungen der aus tiefen Lagen des Markes kommenden Dendriten; ihre sonst bis zur Oberfläche aufsteigende Fortsetzung wahrscheinlich nicht imprägnirt. Roth: centrifugale peripherische Fasern (motorische und sensible Fasern für die Muskeln und Häute des Auges). Blau: Endigungen des Neuriten gewisser Markzellen, die ihren Nervenfortsatz in die Rinde senden; *a* = baumförmige Endigung desselben in der Mittelzone der plexiformen Schicht; *b* = Endigung durch einfache Gabelung im inneren Plexus.

Fig. 7. Die Gliazellen der plexiformen Schicht. *a*, *a*, *b* = Zellen, deren Verästelungen schon unweit vom Zellkörper beginnt, in *b* sehen wir eine besonders dicht verästelte Form, deren Aeste

im inneren und äusseren Plexus noch mit besonderen stacheligen Zweigchen versehen sind. — c, c_1 = Zellen, deren Verästelung in der Mittelzone beginnt, d = Gliazellen, deren Fortsatz sich erst in der äussersten Schicht der plexiformen Schicht verästelt.

Fig. 8. Schematische Darstellung des Baues der Netzhaut und des Sehlappens von Eledone. In der Netzhaut sind nur einige Sehzellen dargestellt; sie bestehen aus einer (in hellerem Ton gehaltenen) distalen Verlängerung, dem „Stäbchenapparat" und aus dem eigentlichen kernhaltigen Zellkörper. Letzterer giebt bei manchen Zellen an seinem basalen Ende einige kurze protoplasmatische Fäserchen ab; bei allen setzt er sich in eine Nervenfaser fort, die als „Retinalfaser" nach Durchsetzung der knorpeligen (hier gelb angedeuteten) Sklera nach dem Sehlappen hinstrebt. In letzterem endigt sie im Bereich der plexiformen Schicht, theils in deren äusserem Plexus mit einem zarten Fibrillenbusch, theils durch einen absteigenden Ast an der äusseren Grenze des inneren horizontalen Geflechtes. Die Zellgebilde des Sehlappens sind mit verschiedenen Farben dargestellt. In der äusseren Körnerschicht, für deren Zellen die rothe Farbe Verwendung gefunden hat, sehen wir drei Zellgattungen: die oberflächlichen grossen Zellen (a), die grösseren (b) und kleineren (c) äusseren Körnerzellen. In der plexiformen Schicht sind als autochthone Elemente nur die in violetter Farbe gezeichneten Gliazellen (d) dargestellt worden. Von den blau dargestellten Elementen der inneren Körnerschicht entsprechen die Zellen e der kleineren, die Zelle f der grösseren Gattung der inneren Körnerzellen. Ihr Fortsatz dringt in die Markzone herunter, um darin mit freien Verästelungen zu endigen; letztere Endigungsweise ist als Hypothese aufzufassen. In der Markschicht entsprechen die schwarzen Zellen der gewöhnlichen Zellgattung, d. h. den Zellen mit absteigendem Nervenfortsatz, wovon es kleinere (g) und grössere (h) Exemplare giebt. Die grünen Zellen (l) stellen die seltenere Form dar, nämlich die „Zellen mit aufsteigendem Nervenfortsatze". Schliesslich ist ganz unten in brauner Farbe eine auffallend grosse „Riesenzelle" (i) dargestellt, die ihren Neuriten, wie die meisten Markzellen, in den Pedunculus sendet. Wahrscheinlich gehören zu diesen Zellen als aufsteigende Dendriten jene kräftigen Fasern (k), die man von den tieferen Schichten des Markes her in die Rinde aufsteigen und sich darin in Form eines mächtigen Endbaumes verästeln sieht. — Die centrifugalen peripherischen Fasern sind in dieses Schema nicht aufgenommen worden, da sie nicht eigentlich zu dem Bestand des Sehlappens gehören, sondern ihn nur zum Durchgange benützen.

Ganglienzellkern und Neuroglia.

Ein Kapitel über Vermehrung und Wachsthum von Ganglienzellen.

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde.**

Hierzu Tafel IX.

In der Literatur findet sich keine Angabe über eine Vermehrung der Ganglienzellen, allgemein nimmt man daher an, dass im ausgebildeten Thiere eine Theilung der Ganglienzellen nicht eintritt. Dies ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall, wie besonders die Untersuchung des Nervensystems der Gastropoden lehrt. Bei aufmerksamem Zusehen entdeckt man hier am fertigen Thier nicht nur eine sehr rege Ganglienzellvermehrung, sondern auch eine ungeahnte Mannigfaltigkeit in derselben und Zellfortpflanzungsverhältnisse, welche zum grössten Theil bei den Metazoen ganz einzig dastehen, und an welche sich nur bei den Protozoen Anklänge finden; man kommt zu Beobachtungen, die einerseits sehr wesentlich für die Beurtheilung des in letzter Zeit so vielfach umstrittenen Werthes des Zellkernes sind und durchaus für die besonders von Weismann, Hertwig und Boveri vertretene „Alleinherrschaft" des Kernes sprechen, andererseits die von mir bereits in mehreren Arbeiten [1]) vertheidigte Auffassung, dass das Spongioplasma der Ganglienzellen nur ein aus der Neuroglia hervorgegangenes Stützgerüst und das dazwischen befindliche Hyaloplasma das eigentlich Nervöse darstellt, in schönster Weise bestätigen.

Ein sehr eigenartiger Zellvermehrungsmodus tritt besonders deutlich bei gewissen Ganglienzellen von Doris zu Tage (Fig. 1 a). Der Kern (*k*) enthält hier viele mehr oder weniger grosse intensiv sich färbende vollständig homogene nucleolusartige Kügelchen,

1) Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Ganglienzelle, Axencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.

gleiche Gebilde durchsetzen äusserst zahlreich allenthalben den Ganglienzellleib, wieder andere Kügelchen trifft man am Rande des Kerns, mit ihrem grösseren Abschnitt bald in letzterem, bald im Zellleib liegend. Die Kügelchen des Ganglienzellleibes sind also offenbar aus dem Kern ausgewanderte Nucleolen. Viele Ganglienzellen von Doris, zu denen zum Theil auch die in Rede stehenden gehören, sind, wie ich schon früher beschrieben habe[1]) durch eine eigenthümliche Randzone (*i. ngl* in Fig. 1a, 1b) ausgezeichnet, welche eine Modifikation der Neuroglia darstellt. Diese „intracelluläre" Neuroglia weicht von der zwischen den Ganglienzellen sich ausbreitenden „intercellulären" (*ngl*) lediglich durch ein engeres Gefüge der Fibrillen ab und steht einerseits nach aussen mit letzterer andererseits nach innen mit dem sehr ähnlich gefügten Ganglienzellspongioplasma (*gzpr*) in continuirlicher Verbindung (Fig. 1a, 1b). Von dem (nach innen gelegenen) Ganglienzellprotoplasma unterscheidet sich die Neuroglia-Randzone wesentlich nur durch das Fehlen des Hyaloplasma und die äusserst geringe Färbbarkeit der Fibrillen. In diese Neuroglia-Randzone dringen die Nucleolen ebenfalls ein (Fig. 1a), schliesslich treten sie aus der Ganglienzelle ganz heraus. Man trifft sie auf Schnitten auf verschiedenen Stadien dieser Auswanderung. Sie werden hierbei häufig von der intracellulären Neuroglia begleitet, welche zuerst als buckelförmige Ausstülpung am Ganglienzellkörper erscheint (Fig. 1a *tz*[1]) und sich dann von letzterem sammt dem zugehörigen Nucleolus allmählich abschnürt, bis sie als kleine Tochterzelle neben die Mutterzelle zu liegen kommt (Fig. 1a *tz*[2] u. *tz*[3]). Der Leib dieser Tochterzellen besteht also anfangs lediglich aus Neurogliagewebe. Durchmustert man ein Ganglion von Doris auf Schnitten, so findet man, dass die erwähnte Neuroglia-Randzone bei den verschiedenen Ganglienzellen eine sehr wechselnde Stärke hat: während sie bei manchen gegenüber dem centralen eigentlich nervösen Ganglienzellprotoplasma stark zurücktritt, wie dies auch bei Fig. 1a der Fall ist, bildet letzteres bei anderen (Fig. 1b) nur eine schwache Zone (*gzpr*) um den Zellkern (*k*), so dass der grösste Theil der Zelle aus intracellulärer Neuroglia (i. *ngl*) besteht. Von derartig gebauten Ganglienzellen (Fig. 1b) bis zu den eben beschriebenen aus-

1) Ganglienzelle und Neuroglia.

schliesslich aus Neurogliagewebe zusammengesetzten Tochterzellen (Fig. 1a *tz*² *tz*³) ist kein weiterer und anderer Schritt als von jenen (Fig. 1b) bis zu den Ganglienzellen mit minimaler (Fig. 1a die Mutterzelle) oder ganz fehlender Randzone. Man muss daher annehmen, dass in den Tochterzellen lediglich unter dem Einfluss des Kernes zwischen den Fibrillen der intracellulären Neuroglia sich nervöses Protoplasma d. h. Hyaloplasma entwickelt, zunächst dicht um den Kern herum und dann sich stetig weiter nach aussen ausdehnend; in dem so umgewandelten Zelleib erscheint dann die intracelluläre Neuroglia als grobfibrilläres Spongioplasma (Fig. 1a, 1b).

Bisweilen wandern die Nucleolen auch selbstständig aus, d. h. ohne dass sich ein Theil des Ganglienzellleibes gleichzeitig mit abschnürt, besonders bei den Ganglienzellen, welchen eine Neuroglia-Randzone fehlt. Man findet (Fig. 1a) die ausgetretenen Nucleolen (*n*) dann der intercellulären Neuroglia direct eingelagert, genau wie die typischen Neurogliakerne (*nglk*). Auf diese „freien" Nucleolen komme ich später noch zurück.

Auch bei Pleurobranchus traf ich in der nächsten Umgebung von Riesenganglienzellen kleine Zellen von ganz gleichem Bau wie die eben beschriebenen Tochterzellen von Doris, d. h. sie (Fig. 1c *tz*) zeigten einen vollständig homogenen äusserst intensiv gefärbten Kern und einen nur aus Neurogliagewebe bestehenden bis an den Kern (*k*) hin von den typischen Neurogliakernen (*nglk*) durchsetzten Zellleib, der (*tz*) durch sein helles Aussehen scharf gegen die benachbarten Ganglienzellen (*gz*) abstach. Da ich an der Neuroglia-Randzone der Riesenganglienzellen von Pleurobranchus ähnliche buckelförmige Ausstülpungen beobachtete, wie sie die Abschnürung der Tochterzellen von Doris einleiten, so zweifle ich nicht, dass wir es auch bei diesen kleinen Zellen von Pleurobranchus mit jungen Tochterzellen der Riesenganglienzellen zu thun haben.

Die eben geschilderten Fortpflanzungsvorgänge haben unter den Metazoen nicht ihres Gleichen, wohl erinnern sie aber zunächst an die von R. Hertwig[1]) und Brandt[2]) beobachtete

1) Der Organismus der Radiolarien. Jena, 1879.

2) Neue Radiolarienstudien. Mitth. Ver. Schleswig-Holsteiner Aerzte. 12. H., 3. Stück, 1890.

Fortpflanzung bei Thalassicolla. Hier zerfällt der Nucleolus in eine Unmasse kleiner Stücke, welche ebenfalls in den Zellleib übertreten und zu Centren von Tochterzellen werden, welche als Sporen zu Hunderttausenden den Mutterleib verlassen. O. Hertwig[1]) hat diesen Vorgang endogene Kernvermehrung genannt. Ich werde diese mir sehr passend erscheinende Bezeichnung auch für den von mir entdeckten Kernvermehrungsmodus acceptiren. Aehnliche Verhältnisse beschreibt ferner Schaudinn[2]) bei der Foraminifere Calcituba, bei welcher ebenfalls im Plasmaleibe häufig kleine stark sich färbende homogene Chromatinkugeln auftreten, die in einem grossen Kern entstehen, aber hier durch Zerfall des letzteren frei werden. Schaudinn bringt diese „multiple" Kernvermehrung gleichfalls in Zusammenhang mit der Fortpflanzung der Zellen. Ziemlich hiermit übereinstimmende Vorgänge spielen sich nach Hofer[3]) auch bei der Foraminifere Polystomella ab.

Eine zweite ebenfalls sehr eigenthümliche Art der Zellvermehrung beobachtete ich bei einer Anzahl grosser, theilweise wieder Riesendimensionen aufweisender, Ganglienzellen von Pleurobranchus. Auch bei ihnen treten durchaus homogene und äusserst stark sich tingirende Kügelchen vom Kern in den Zellleib über und werden zu Kernen von Tochterzellen, die Art und Weise aber, wie sowohl die Tochterkerne als die Tochterzellen entstehen, ist eine wesentlich andere als beim ersten Modus. Während nämlich bei diesem der grosse Mutterkern unverändert blieb, gewinnt er hier ein gänzlich anderes Aussehen, insofern nämlich sein Chromatingerüst (Fig. 2 a *mk*) sehr eng wird und gleichzeitig ein sehr starkes Tinktionsvermögen gewinnt, so dass die betreffenden Zellen dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Von dem derartig modificirten Kern schnüren sich nun seitlich knospenartig die beschriebenen kugligen homogenen Tochterkerne (*tk* in Fig. 2a und 2b) ab, während gleichzeitig als zweites wesentliches Charakteristikum dieser Zelltheilung die Neuroglia allenthalben in den Zellleib eindringt und um die Tochterkerne

1) Die Zelle und die Gewebe.

2) Untersuchungen an Foraminiferen I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59. 1895.

3) Der Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24. 1890.

herum bald grössere, bald kleinere Stücke als junge Tochterzellen (*tz* [1] und *tz* [2] in Fig. 2a, *tz* in Fig. 2 b) abschnürt. Je älter die Tochterzellen werden, desto deutlicher tritt ein Kerngerüst hervor (*tz* [2] in Fig. 2a, *tz* in Fig. 2b), das sich immer mehr lockert und gleichzeitig an Intensität der Färbung abnimmt, bis es schliesslich dasselbe Aussehen wie in den ruhenden Kernen der fertigen Ganglienzellen (*gz* in Fig. 2 a) zeigt[1]).

Oefter schnüren sich von dem homogenen Kern der Tochterzellen nach ihrer Ablösung vom Mutterleibe Enkelknospen ab, welche noch stärker färbbar als die Tochterkerne sind (*ek* in Fig. 2a).

Je mehr Tochterkerne sich vom Mutterkern ablösen, je kleiner wird der letztere, welcher übrigens manchmal durch Fragmentirung in grössere Theilstücke von gleichem Aussehen wie der Mutterkern zerfällt, die dann jedes für sich homogene kuglige Tochterkerne entwickeln (*mk* in Fig. 2a und 2b). Während also bei dem ersten, besonders an den Ganglienzellen von Doris erläuterten, Zellenvermehrungsmodus der grosse Mutterkern, soweit ich es verfolgen konnte, erhalten bleibt, geht er bei diesem zweiten vollständig in der Erzeugung von Tochterknospen auf. Häufig tritt eine derartige Wucherung der intracellulären Neuroglia ein, dass diese einen grossen Theil des Mutterzellleibes zerstört und weite Strecken des Mutterkernes direct umhüllt (Fig. 2b cf. unten S. 126).

Hatten wir es bei dem ersten Zellvermehrungstypus mit einer endogenen Kernvermehrung, beim zweiten mit einer Kernvermehrung durch Knospung zu thun, so handelt es sich bei einem dritten Modus, den ich bei Pleurobranchus, Doris, Helix und Limax in ziemlich übereinstimmender Weise, aber auch wieder nur bei sehr grossen Ganglienzellen beobachtete, um eine directe Kerntheilung, um eine Fragmentirung (Fig. 3a). Der Kern wird dabei genau in der für den zweiten Typus angegebenen Weise verändert, d. h. er gewinnt wieder ein sehr dichtes ungemein stark sich färbendes Kerngerüst. Es kommt aber nicht zur Knospung von homogenen Kügelchen, sondern der Kern zerfällt in eine grose Anzahl Tochterkerne, die eine dem Mutterkern voll-

1) Interessant ist die Bemerkung Schaudinn's (l. c.), dass auch die Tochterkerne von Calcituba anfangs homogen sind und erst in der weiteren Entwickelung ein Kerngerüst zur Beobachtung bringen.

ständig gleiche Struktur zeigen. Die Tochterkerne (*tk*) rücken auseinander und der ursprünglich einkernige riesige Mutterzellleib wird zu einer vielkernigen Protoplasmamasse (Fig. 3a). Gleichzeitig dringt wieder die Neuroglia überall in den Mutterzellkörper ein und zerklüftet ihn ganz ähnlich wie bei dem zweiten Typus in viele kleine Zellterritorien in der Umgebung der Tochterkerne. Wiederholt beobachtete ich derartige multinucleare Protoplasmamassen mit allen Stadien der sich peripher ablösenden Tochterzellen (*tz'* und *tz''* in Fig. 3a), bei Limax öfter als äusserste, d. h. dicht unter dem bindegewebigen Neurilemm gelegene Parthie der Ganglienzellschicht. Die abgeschnürten Tochterzellen dokumentiren sich meist durch die Struktur und die dunkle Färbung ihres Kernes als Sprösslinge der vielkernigen Protoplasmamasse, je weiter sie von letzterer entfernt sind, desto ähnlicher wird ihr Kern demjenigen der ausgebildeten („ruhenden") Ganglienzellen.

In vielen Fällen beginnt, ähnlich wie ich es schon für den 2. Typus kurz angegeben habe, die in den multinuclearen Riesenganglienzellkörper vorgedrungene Neuroglia (*ngl*), welche durch das massenhafte Auftreten von (Neuroglia-)Kernen gekennzeichnet wird, stark zu wuchern und das Ganglienzellprotoplasma mehr oder weniger zu vernichten, so dass oft die Tochterkerne direct von ihr umgeben werden (Fig. 3b). Kommt es jetzt zur Spaltung des Mutterkörpers in Tochterzellen, dann zeigen die letzteren (*tz'* und *tz''* in Fig. 3b) häufig das Ganglienzellprotoplasma nur einseitig am Kern erhalten und grenzen auf der anderen Seite des letzteren unmittelbar an die intracelluläre Neuroglia. Später ergänzen sie den Zelleib. Denn während man in der nächsten Umgebung des vielkernigen Mutterkörpers öfter noch ziemlich unvollkommene Tochterzellen trifft, d. h. solche, deren Kern zum grossen Theil von der Neuroglia umhüllt wird, breitet sich bei den weiter entfernt liegenden Tochterzellen das typische Ganglienzellprotoplasma immer weiter um den Kern aus, bis es schliesslich diesen rings umschliesst.

Auch beim 2. Typus umhüllt das sich mit den kugligen homogenen Tochterkernen ablösende Mutterzellprotoplasma nicht immer allseitig die ersteren, sondern sitzt ihnen bisweilen haubenartig einseitig an, so dass auch hier der Tochterkern zum Theil direct mit der Neuroglia in Zusammenhang tritt (*tz** in Fig.

2a). Schliesslich finden sich beim 2. Typus mitten unter diesen mit mehr oder weniger entwickeltem Zellleib versehenen Tochterkernen auch solche, welche eines nervösen Protoplasmabesatzes ganz entbehren und allseitig von der intracellulären Neuroglia umhüllt werden (*f. tk* in Fig. 2a). Besonders gilt dies von den oben erwähnten von den Tochterkernen sich abschnürenden Enkelkernknospen (*ek* und rechts dicht daneben in Fig. 2a). Ebenso traf ich beim 3. Typus grössere Tochterkerne, welche rings von intracellulärer Neuroglia umgeben waren und sich in Enkelkerne zerschnürten (*tk** in Fig. 3b). Auch beim 1. Typus hatten wir unter den nucleolusartig im Mutterkern entstehenden Tochterkernen einige kennen gelernt, welche als „freie" Kerne den mütterlichen Zellleib verliessen und der intracellulären Neuroglia direct sich einlagerten (*n* in Fig. 1a). Da nun bei diesem 1. Typus die Tochterzellen aus der Neuroglia-Randzone hervorgehen d. h. also anfangs nur aus Neuroglia-Gewebe bestehen (*tz*^{1}, *tz*^{2}, *tz*^{3} in Fig. 1a), so hatte sich uns oben als nothwendige Folge ergeben, dass die Differenzirung der Neuroglia in Ganglienzellprotoplasma d. h. die Entstehung des eigentlich nervösen Hyaloplasma lediglich von dem mit nervösen Qualitäten versehenen Kern aus erfolgen konnte (cf. oben S. 122 und 123). Es ist darum sehr wahrscheinlich erstens, dass auch um die eben beschriebenen „freien" Tochterkerne (resp. Enkelkerne) und unter dem Einfluss derselben eine zur Entstehung von Ganglienzellen hinführende Differenzirung der intra- resp. intercellulären Neuroglia später eintritt, zweitens, dass ebenso bei den unvollständigen Tochterzellen des 2. und 3. Typus, d. h. bei denjenigen, deren Kern einseitig von Neuroglia begrenzt wird, zwischen den Fibrillen der letzteren vom Kern aus nervöses Hyaloplasma erzeugt wird und auf diese Weise die Tochterzellen sich vervollständigen. Die bei der Vermehrung der Ganglienzellen zu Tage tretenden Beobachtungen liefern also ein sehr starkes Beweismaterial für die Alleinherrschaft des Kerns im Sinne Hert-

wig's und Boveri's. Wir werden am Ende der Arbeit Verhältnisse kennen lernen, welche diese Auffassung noch mehr unterstützen[1]).

Auch einfache Zweitheilungen von Ganglienzellen kommen oft vor (cf. *gz*[1] in Fig. 2a), doch will ich hier auf diese nicht näher eingehen, aber bemerken, dass es sich stets um direkte Kerntheilungen handelte und eine indirekte nie zu constatiren war; bisweilen erhielt sich zwischen den beiden Tochterkernen ein dünnes Verbindungsstück, ähnlich wie es bei der Theilung der Lymphzellen beschrieben worden ist.

Bei den bisher mitgetheilten, am Kern sich abspielenden Theilungsvorgängen hatten wir es stets mit der Entstehung von Tochterzellen zu thun. Es lösen sich aber häufig vom Kern auch Stücke ab, die eine wesentlich andere Bedeutung zu haben scheinen und auf einen engen genetischen Zusammenhang von Ganglienzellkern und Neurogliakern hinweisen, wie namentlich bei Helix zu verfolgen ist. Hier sind die Neurogliakerne sehr verschieden gestaltet (Fig. 4b, 5a). Die meisten sind gross, oval, mit dünner, kaum nachweisbarer Membran versehen, feingranulirt und von hellem Aussehen (*nglk*1); andere, welche ebenfalls in grosser Menge vorkommen, sind etwas kleiner, mehr oder weniger spindelförmig langgestreckt und durch dickere Membran, sowie besonders durch bedeutenderes Tinktionsvermögen ausgezeichnet (*nglk*2); schliesslich finden sich als kleinste und seltenste Kernform Gebilde, welche durchaus das gleiche Aussehen wie die oben geschilderten, durch endogene Kernvermehrung oder durch Knospung entstandenen Tochterkerne des 1. und 2. Typus zeigen, d. h. es sind äusserst stark sich färbende, vollständig homogene Kügelchen von nukleolusartigem Aussehen (*nglk*3), nur durch ihre minimale Grösse unterscheiden sie sich von jenen. Diese letzte Kernart, so selten sie sonst ist, tritt dagegen als vorwiegendes Kernelement in der Neuroglia an der Stelle auf, wo grosse Ganglienzellen in der oben als 3. Modus beschriebenen Weise durch Fragmentirung in eine grosse Anzahl Tochterzellen zerfallen. Hier (Fig. 4a) konnte ich sehr deutlich beobachten, wie

1) Das Verhalten der intracellulären Neuroglia beim 2. und 3. Zellvermehrungsmodus erinnert entfernt an die Thätigkeit des osteogenen Gewebes, insofern beide als das zuerst zerstörende und dann wieder beim Aufbau behülfliche Element erscheinen.

von den letzteren (*tk*[1]) die kleinen nukleolusartigen Kügelchen (*nglk* 3[1]) sich knospenartig, genau wie ich es für den 2. Typus angegeben habe, ablösten. Ferner finden sich bei Helix und Limnaea mittelgrosse Ganglienzellen, welche durch eigenartige Kernfortsätze (*kf* in Fig. 4b, 5a) ausgezeichnet sind, auf die ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme. Einige Mal sah ich nun diese Kernfortsätze bis an die Oberfläche der Ganglienzelle treten und an ihrem peripheren Ende gleichzeitig die stärker gefärbten spindelförmigen Neurogliakerne der zweiten Art (*nglk*2 in Fig. 4b, in Fig. 5a rechts ebenfalls); bei Limnaea gehen bisweilen die Kernfortsätze über den Zellleib weit hinaus und zerfallen in Stücke von fast genau dem Aussehen wie diese zweite Neurogliakernform (*nglk* 2). Es scheint mir daher nicht zweifelhaft, dass wir es auch bei diesen Beobachtungen mit einer Bildung von Neurogliakernen vom Ganglienzellkern aus zu thun haben. Da nun das Neurogliagewebe, wie ich in dieser Arbeit und namentlich in den früheren einschlägigen Aufsätzen [1]) gezeigt habe, beim Aufbau des Ganglienzellkörpers eine grosse Rolle spielt und die intracelluläre Neuroglia in der Regel sehr zahlreiche (Neuroglia-)Kerne aufweist, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass es sich in allen den zuletzt mitgetheilten Fällen (Fig. 4a, 4b, 5a) um eine Abschnürung von überschüssiger Kernsubstanz handelt, welche nicht zu Centren von Tochterzellen wird, sondern als Neurogliakern eine Zeitlang erhalten bleibt, um erst später in bestimmten Ganglienzellen bei der Umwandlung von Neurogliagewebe in nervöses Protoplasma in Thätigkeit zu treten. Jedenfalls beweisen auch diese Befunde, wie eng Ganglienzellen und Neuroglia zusammengehören.

Die bei der Vermehrung der Ganglienzellen zu Tage tretenden Beobachtungen haben es also wahrscheinlich gemacht, dass es der Kern ist, unter dessen Einfluss das eigentlich nervöse Hyaloplasma entsteht und die Differenzirung des Neurogliagewebes zu Ganglienzellsubstanz vor sich geht. Diese Ansicht findet eine starke Stütze in den Strukturverhältnissen, welche der „ruhende" Kern zeigt. Zunächst muss betont werden, dass bei den Ganglienzellen die Verhältnisse für die Beeinflussung des Protoplasmas durch den Kern ausserordentlich günstig liegen, da einerseits der Kern verhältnissmässig sehr gross ist, so dass also

1) l. c.

die mit dem Plasma in Berührung kommende Oberfläche, besonders bei den Riesenganglienzellen, eine äusserst ausgedehnte ist, andrerseits eine Kernmembran in der Regel fehlt, infolgedessen Kern- und Zellsubstanz direkt aneinander stossen. (Fig. 1a die rechte Seite des Kerns *k*.) Wo eine Membran zur Ausbildung kommt, lässt sie sich leicht lediglich als ein Verflechtungsprodukt der Chromatinfäden nachweisen (Fig. 1a die linke Seite des Kerns *k*). Bei vielen Ganglienzellen, so besonders von Doris, Helix, Limnaea, tritt nun noch eine bedeutende Vergrösserung der auf das Zellplasma einwirkenden Kernoberfläche dadurch ein, dass der Kern eine Anzahl mehr oder weniger langer und breiter Ausläufer entsendet, diese Kernfortsätze (*kf* in Fig. 5a) sind fast ausschliesslich nach dem Pol der Ganglienzelle gerichtet, an dem der Axencylinder abgeht. Da ich nun in meinen früheren Arbeiten [1]) dargelegt habe, dass die Ganglienzellen besonders am Grunde des Axencylinders, der stets mit sehr breiter Fläche entspringt, stark von Neurogliagewebe durchsetzt werden, und hier wahrscheinlich bei vielen eine ununterbrochene Neubildung von Ganglienzellprotoplasma stattfindet [2]), so bietet das Vorkommen der Kernfortsätze gerade an dieser Stelle einen deutlichen Beweis für den mächtigen Einfluss, den der Kern auf diese Vorgänge ausübt.

Durchmustert man die Randparthien des Kerns bei den kolossalen Ganglienzellen, besonders von Doris, so fällt es dem Beobachter schwer, anzugeben, wo der Kern aufhört und das Zellprotoplasma anfängt, ein derartig allmählicher Uebergang des Kerngerüstes in das Spongioplasma des Zellleibes findet hier statt; es macht den Eindruck, als wenn Kern und Zellkörper dasselbe Gerüst hätten und ersterer lediglich eine durch stärkeren Chromatingehalt ausgezeichnete centrale Parthie des Ganglienzellleibes darstellte (Fig. 1a *k*)[3]). Wenn möglich in noch höherem Grade gilt dies von den eben erwähnten Kernfortsätzen (*kf* in Fig. 5b), da hier beim Uebergange des Chromatingerüstes in das Zellspongioplasma (*gzpr*) eine noch allmählichere Abnahme der Färbung eintritt. Oefter nehmen die Fäden des Chromatin-

1) l. c.

2) cf. Fig. 4 meiner Arbeit: „Ganglienzelle und Neuroglia", sowie die Fritsch'schen Abbildungen der Malapterurus-Zelle.

3) cf. Reinke (Zellstudien II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, H. 2),

gerüstes, welche im Innern des Kerns ein regelloses Geflecht darstellen und daher hier auf Schnitten als Summe von Körnchen und kurzen Fädchen erscheinen, in den Kernfortsätzen auf weite Strecken einen parallelen Verlauf an. Da in dieser Form das Kerngerüst sonst nie, dagegen das Zellspongioplasma sehr oft auftritt, so machen diese Kernfortsätze eher den Eindruck von nur durch stärkere Färbung ausgezeichneten Abschnitten des Zellkörpers als von Theilen des Kernes, zumal sie wieder unter stetigem Nachlassen der Färbung sich direkt in das Zellspongioplasma fortsetzen. Man hat es hier nicht etwa mit subtilen Beobachtungen zu thun, sondern die Verhältnisse liegen bei der enormen Grösse des Kernes und des Zellkörpers sehr klar [1]). Ebenso vermisst man bei den Kernfortsätzen von Helix (Fig. 5a) und Limnaea jede scharfe Grenze nach dem Zellplasma hin [2]). Sehr instruktiv in dieser Richtung zeigen sich ferner gewisse grosse Ganglienzellen von Pleurobranchus, insofern bei ihnen das Ganglienzellspongioplasma rings um den Kern herum an Intensität der Färbung hinter dem Chromatingerüst kaum zurücksteht, nach Aussen hin aber zonenartig in der Färbung nachlässt, bis schliesslich die Neuroglia-Randparthien (cf. oben) ganz farblos erscheinen [1]). Auch bei Doris ist die Neuroglia-Randzone, wie ich oben schon öfter betont habe, durch ihr geringes Färbungsvermögen von dem Ganglienzellspongioplasma, dessen direkte Fortsetzung sie ist, verschieden (*i. ngl.* in Fig. 1a u. besonders 5b). Da nun sowohl bei Pleurobranchus als bei Doris in der Neuroglia-Randzone mit der Färbbarkeit des Spongioplasmas gleichzeitig auch das Hyaloplasma verschwindet (Fig. 1a, 1b, 5b), so neige ich zu der Ansicht, dass

welcher namentlich für die Bindegewebszelle nachweist, dass „das Gerüstwerk des Kernes, der Kernmembran und des Zellleibes eins sind"; ferner: Rawitz (Ueber Attraktionssphären und Centrosoma etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45), der zu gleichen Resultaten bezüglich der ruhenden Zellen des Salamanderhodens kommt.

1) Ich werde über diese Strukturverhältnisse demnächst in einer grossen Arbeit an der Hand von ausführlichen Zeichnungen und Photographien eingehender berichten.

2) Die Kernfortsätze von Helix und Limnaea haben also eine doppelte Aufgabe: erstens die Oberfläche des auf das Plasma einwirkenden Kerns zu vergrössern, zweitens überschüssige Kernsubstanz in dem oben ausgeführten Sinne abzuschnüren.

das vom Kern aus sich über das Ganglienzellspongioplasma bis zur Neurogliazone ausbreitende Chromatin diejenige Kernsubstanz ist, welche bei der Entstehung des Hyaloplasma, d. i. bei der Differenzirung des Neurogliagewebes in Ganglienzellprotoplasma den eigentlich wirksamen Faktor abgibt.

Berücksichtigt man das Verhalten des Chromatins bei der Mitose (und der Befruchtung), so wird es auch hier mehr als wahrscheinlich, dass das Chromatin die von Zelle zu Zelle (und von Individuum zu Individuum) sich vererbenden Qualitäten enthält, so dass man schon a priori folgern muss, dass das Chromatin, wie Born [1]) sich ausdrückt, „eben wegen dieser Qualitäten die für die Funktionen des Kernes im Zellleben auch sonst ausserhalb des Theilungsprocesses bestimmende und wichtigste Substanz ist."

Ich betonte oben, dass in den anfangs homogen erscheinenden, äusserst intensiv sich tingirenden Tochterkernen später ein Kerngerüst zur Beobachtung kommt, und dass dieses in der weiteren Entwickelung der Tochterzelle immer lockerer und gleichzeitig heller wird. Wahrscheinlich erklärt sich diese Erscheinung durch den Uebertritt des Chromatins in den Zellkörper. (Vergleiche in Fig. 1c die beiden Zellen miteinander, von denen die eine (*tz*) eine ganz junge, die andere (*gz*) eine ausgebildete (kleine) Ganglienzelle ist.)

Nachtrag.

Kurze Zeit, nachdem ich den Aufsatz zum Druck abgesandt hatte, erschien eine Arbeit von M. Pflücke: „Zur Kenntniss des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen" (Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd., 3. H.), in welcher in vollster Uebereinstimmung mit meinen obigen Ausführungen die Auffassung vertreten wird, dass bei den Nervenzellen der Wirbellosen Kern- und Plasmagerüst in einander übergehen und die Kernmembran nicht eine „besondere gleichsam cuticulare Ausscheidung des

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894, S. 65 (Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus).

Kernes", sondern „ein Verschmelzungsprodukt von Kern- und Plasmabestandtheilen" ist. Entgangen ist aber Pflücke, dass ich schon im Jahre 1891 in meiner Abhandlung: „Histologische Untersuch. über das Nervens. des Hirudineen" (Zoolog. Beiträge Bd. III, H. 1), bezüglich der Kernmembran der Ganglienzellen von Pontobdella ganz ähnliche Beobachtungen veröffentlicht habe, welche ich (S. 30) in den Satz zusammenfasste: „Es würde daraus hervorgehen, dass die Kernmembran nur ein Verflechtungsprodukt der Fibrillen des Spongioplasmas der Zelle darstellt."

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Buchstabenerklärung.

ek = Enkelkern eines grossen Ganglienzellkerns.
f. tk = freier, d. h. der Neuroglia eingelagerter Tochterkern eines grossen Ganglienzellkerns.
gz = Ganglienzelle, gz^1 in Zweitheilung begriffen.
gzpr = Ganglienzellprotoplasma.
i. ngl = intracelluläre Neuroglia.
k = Ganglienzellkern.
kf = Kernfortsatz.
mk = Mutterzellkern.
mz = Mutterzellleib.
n = freier, d. h. der Neuroglia direkt eingelagerter, nukleolusartig in einem grossen Ganglienzellkern entstandener, Tochterkern.
ngl = Neuroglia.
nglk = Neurogliakern.
*nglk*1, *nglk*2, *nglk*3 = verschiedene Arten von Neurogliakernen.
sch = durch Verflechtung von Neuroglia-Fibrillen entstandene Ganglienzellscheide.
tk, tk^1 = Tochterkern eines grossen Ganglienzellkerns.
*tk** = freier, d. h. von Neuroglia rings umhüllter, durch Fragmentirung aus einem grossen Ganglienzellkern entstandener, Tochterkern, der im Begriff ist, Enkelkernknospen abzuschnüren.
tz = Tochterzelle einer grossen Ganglienzelle.
tz', *tz''* = } Tochterzellen auf verschiedenen Stadien der
tz^1, tz^2, tz^3 = } Entwickelung.
*tz** = junge Tochterzelle, deren Kern auf der einen Seite von der Neuroglia umhüllt wird.

Figurenerklärung.

Fig. 1a. In der Fortpflanzung begriffene grosse Ganglienzelle von Doris. Querschnitt. Mittelstark vergrössert.

1. Typus: Endogene Kernvermehrung, d. h. die Tochterkerne entstehen nukleolusartig im Mutterkern. Die Tochterzellen selbst tz^1, tz^2, tz^3 entstehen aus buckelförmigen Ausstülpungen der Neuroglia-Randzone (*i ngl*) der Mutterzelle und bestehen anfangs nur aus Neurogliagewebe, das sich erst in der weiteren Entwickelung unter dem Einfluss des Tochterkerns zu nervösem Ganglienzellprotoplasma differenzirt.

Fig. 1b. Mittelgrosse Ganglienzelle von Doris mit breiter Neuroglia-Randzone *i ngl*. Querschnitt. Etwas stärker vergrössert als Fig. 1a.

Fig. 1c. 2 Ganglienzellen von Pleurobranchus. Querschnitt, sehr stark vergrössert. *tz* Tochterzelle, welche in gleicher Weise wie die Tochterzellen tz^1, tz^2, tz^3 in Fig. 1a aus einer grossen Ganglienzelle entstanden ist, und deren Zellleib ebenfalls nur aus Neurogliagewebe besteht und bis zum Kern *k* hin von den typischen Neurogliakernen *nglk* durchsetzt wird. *gz* ausgebildete (ruhende) kleine Ganglienzelle.

Fig. 2a. In der Fortpflanzung begriffene grosse Ganglienzelle *mz* inmitten vieler kleiner Ganglienzellen *gz* von Pleurobranchus. Querschnitt. Mittelstark vergrössert.

2. Typus: Die Kernvermehrung erfolgt durch Knospung. Die Tochterzellen (tz^1) werden durch allenthalben in den Mutterzellleib eindringendes Neurogliagewebe abgeschnürt, die jungen Tochterzellen sind wie in Fig. 1a durch ihren homogenen, intensiv gefärbten Kern gegenüber den ausgebildeten ruhenden Ganglienzellen *gz* ausgezeichnet. In der weiteren Entwicklung der Tochterzellen (tz^2) entsteht ein Kerngerüst, dass immer lockerer und gleichzeitig heller wird, bis es dasselbe Aussehen wie in den ausgebildeten Ganglienzellen *gz* hat. Von dem Mutterzellleib *mz*, sowie von dem Mutterkern *mk* sind nur noch verhältnissmässig kleine Reste übrig geblieben, der grösste Theil derselben ist in der Entwicklung von Tochterzellen resp. Tochterkernen aufgegangen. Der Mutterzellkern ist durch Fragmentirung in mehrere Stücke (*mk*) zerfallen, die jedes für sich homogene kugeliche Tochterkerne abschnüren.

rgz Riesenganglienzelle im Umriss, um das Grössenverhältniss gegenüber den kleinen Ganglienzellen *gz* anzudeuten

Fig. 2b. Mittelgrosse Ganglienzelle *mz* von Pleurobranchus, welche in gleicher Weise wie die in Fig. 2a abgebildete in Tochterzellen zerfällt. Die intracelluläre Neuroglia (*i. ngl*) ist bis zum Mutter-

kern *mk* vorgedrungen und umhüllt einen Theil desselben. Querschnitt. Mittelstark vergrössert.

Fig. 3a. In Fortpflanzung begriffene grosse Ganglienzelle von Limax. Querschnitt. Mittelstark vergrössert.

3. Typus: Die Kernvermehrung erfolgt durch Fragmentirung. Aus der ursprünglich einkernigen Ganglienzelle ist eine multinukleare Protoplasmamasse entstanden. Die Neuroglia dringt wie bei Typus 2 in den Mutterzellkörper ein und schnürt um die Tochterkerne Zellterritorien als Tochterzellen ab. *tz'*, *tz''* Tochterzellen auf verschiedenen Stadien der Abschnürung.

Fig. 3b. Kleiner Theil einer ebenfalls aus einer grossen Ganglienzelle durch Fragmentirung hervorgegangenen multinuklearen Protoplasmamasse, in welcher die mächtig entwickelte intracelluläre Neuroglia mit einem Theil der Tochterkerne direkt in Berührung tritt. Bei den sich ablösenden Tochterzellen *tz'*, *tz''* sitzt das Mutterzellprotoplasma haubenartig einseitig dem Tochterkern an, während auf der anderen Seite der letztere von der Neuroglia umhüllt wird.

*tk** allseitig von Neuroglia umgebener Tochterkern, der im Begriff ist, Enkelkernknospen abzuschnüren. Querschnitt. Mittelstark vergrössert.

Fig. 4a, 4b. **4. Typus** der Kernvermehrung: der Ganglienzellkern schnürt Stücke ab, die zu Neurogliakernen werden.

Fig. 4a. Theil eines Querschnittes durch das Pedalganglion von Helix. Die durch Fragmentirung aus einem grossen Mutterkern entstandenen Tochterkerne *tk* heben sich durch ihre dunkle Färbung scharf gegen die Kerne der ausgebildeten (ruhenden) Ganglienzellen *gz* ab. Von einem Theil der Tochterkerne (*tk*^{1}) schnüren sich durch Knospung die kleinen, kugeligen, homogenen, intensiv gefärbten Neurogliakerne *nglk*3 ab. Mittelstark vergrössert.

Fig. 4b. Querschnitt einer mittelgrossen Ganglienzelle von Helix mit einem Kernfortsatz *kf*, welcher an seinem peripheren Ende wahrscheinlich die spindelförmigen, gleichdunkel gefärbten Neurogliakerne *nglk*2 abschnürt. Mittelstark vergr.

Fig. 5a. Querschnitt einer mittelgrossen Ganglienzelle von Helix mit vielen Kernfortsätzen *kf*, die ebenso wie der grösste Theil des Kerns keine scharfe Grenze gegen das Zellprotoplasma erkennen lassen. Mittelstark vergrössert.

Fig. 5b. Theil eines Querschnittes durch eine grosse Ganglienzelle von Doris. Das Chromatingerüst des Kerns *k* und des Kernfortsatzes *kf* geht unter allmählichem Nachlassen der Färbung in das Spongioplasma des Zellleibes *gzpr* unterschiedslos über. In der Neuroglia-Randzone (*i. ngl*) hört mit der Färbung des Spongioplasmas auch das Hyaloplasma auf. Stark vergrössert.

Ueber die Hautdrüsen des Frosches.

Von

Dr. med. **Paul Junius**
in Königsberg i. Pr.

Hierzu Tafel X.

Die nachfolgende anatomische Arbeit ist im Anschluss an einige physiologische Untersuchungen über die electromotorische Wirksamkeit der Amphibienhaut[1]) entstanden.

Für das Verständniss dieser Erscheinungen, die der Beobachtung zufolge mit der Thätigkeit der Hautdrüsen eng verknüpft sind, erschien ein erneutes Studium des histologischen Baues dieser Drüsen, sowie der an ihnen etwa nachweislichen Veränderungen während ihrer Lebensthätigkeit wünschenswerth zu sein, um so mehr, als die über den Gegenstand in der Literatur vorhandenen Angaben in den wesentlichsten Punkten erheblich auseinandergehen.

Zwei Fragen sind es vor allem, welche von den Autoren in sehr verschiedener Weise beantwortet und noch nicht endgiltig gelöst sind, nämlich erstens, ob alle Drüsen oder nur ein Theil derselben eine Schicht muskulöser Elemente besitzen, und zweitens, ob in der Haut der Amphibien mehrere Drüsenarten, oder nur verschiedene Formen einer und derselben Art vorhanden sind.

Die folgende Untersuchung beschränkt sich auf die Feststellung der Verhältnisse beim Frosche auf Grund einer nochmaligen Prüfung des Baues der Drüsen mit den Hilfsmitteln der modernen microscopischen Technik.

Zur Untersuchung wurde vorwiegend die Haut von Rana

1) P. Junius, Ueber Haut- und Secretionsströme, speciell der Amphibien. Inaug.-Dissert. Königsberg 1895. Der wesentliche Inhalt dieser physiologischen Arbeit ist schon 1894 von Herrn Geh.-Rath Hermann mitgetheilt in Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 58, p. 242.

esculenta und zwar von Spätsommer-, Herbst- und Winterfröschen verwendet. Rana temporaria untersuchte ich nur in wenigen Exemplaren zum Zweck des Vergleiches, doch scheinen die histologischen Verhältnisse für die in Betracht kommenden Organe von denen bei R. esculenta in keinem wesentlichen Punkte abzuweichen.

Von den einzelnen Hautstellen fand ich besonders bequem die Benutzung der Haut aus der Gegend der Rücken-Seitenwülste, da hier die Drüsen in einer Menge und Grösse zu finden sind wie nirgends sonst am Körper.

Die Fixirung und Härtung der Präparate habe ich in den verschiedensten Flüssigkeiten versucht: Alkohol, Sublimat, Pierinsäure, Flemming'sche Lösung, doch gebe ich der Flemming'schen Methode (Chromosmiumessigsäure mit nachfolgender Härtung in Alkohol von steigender Concentration) vor allen anderen den Vorzug. Diese Behandlungsart giebt nach meiner Ansicht die besten Präparate; sie wurde daher auch fast ausschliesslich von mir verwendet.

Die so fixirten und gehärteten Präparate wurden in Celloidin oder Paraffin, die daraus gefertigten Schnitte in Canadabalsam eingeschlossen.

Die Färbung wurde fast durchweg an einzelnen Schnitten — bei Serienschnitten auf dem Objectträger — vorgenommen, da die Durchfärbung ganzer Stücke sich nicht bewährte. Als Färbemittel diente vornehmlich Saffranin in 1% wässriger Lösung, daneben das Hämatoxylin; ich versäumte es aber auch nicht, ausserdem die Drüsen frisch in Kochsalzlösung und einfache Gefrierpräparate zu untersuchen.

Um das anatomische Verhalten gereizter Drüsen zu studiren und degenerative sowohl wie regenerative Vorgänge in denselben zu verfolgen, wurde von mir die physiologische Reizung benutzt, wie sie auch Vollmer[1]) neuerdings mit gutem Erfolg bei Tritonen versucht hat: Ich führte zwei in den secundären Kreis eines Inductionsapparates eingeschaltete Nadeln in der Rücken-Medianlinie eines Frosches in einiger Entfernung von einander in die Haut ein und reizte dann die Haut und die zwischen den Ableitungsstellen gelegene Rückenmarksstrecke durch mässig starke teta-

1) E. Vollmer, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 42, 1893, p. 405

nische Reize. Hierdurch wurden auch secretorische Nerven erregt, denn die so behandelten Frösche zeigten deutlich die Spuren einer energischen Secretionsthätigkeit der Hautdrüsen. Die Thiere blieben hierauf noch eine Zeit lang — bis zu drei Monaten — am Leben und wurden dann in gewisser Folge getödtet und untersucht.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen seien im Folgenden kurz insoweit mitgetheilt, als sie ältere Beobachtungen zu ergänzen oder zu berichtigen geeignet erscheinen.

Die äussere Form, Lage und regionäre Vertheilung der Drüsen ist hinlänglich beschrieben worden; es scheint mir nur ein Umstand noch besonderer Erwähnung werth zu sein. Trotz der sehr ungleichen Vertheilung der Drüsen auf die Haut der einzelnen Körpertheile ist die Anordnung immerhin derart, dass in jeder Region alle von den Autoren unterschiedenen Drüsenformen, wenn auch in sehr wechselnder Anzahl, vorhanden sind. Eine Ausnahme hiervon macht vielleicht allein die Nickhaut, in der die Engelmann'schen Körnerdrüsen nicht gefunden wurden.

Die äusserste Schicht der Drüsen bildet eine bindegewebige Tunica propria. Dieselbe ist schon von der Mehrzahl der älteren Autoren gesehen und beschrieben worden; ich will daher auf ihre feinere Structur hier nicht näher eingehen.

Auf die Bindegewebsmembran folgt nach innen zu die Schicht der glatten Muskelzellen. Diese Zellen sind seit Ascherson[1]), der die Contractionsfähigkeit der Drüsen entdeckte, ohne die anatomische Ursache dafür zu finden, der Gegenstand eingehendster Beobachtung und lebhafter Discussion unter den Autoren gewesen. Hensche[2]) und Stieda[3]) fanden die Muskelzellen nur bei den grösseren Drüsenformen, Szczesny[4]) und Ciaccio[5]) dagegen an allen Drüsen; Eberth[6]) vermisste die Muskelfasern an den Drüsen der Schwimm- und Nick-

1) Ascherson, Müller's Archiv, 1840, pg. 15.

2) Hensche, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 7, 1856, p. 52.

3) Stieda, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1865, p. 52.

4) Szczesny, Beiträge z. Kenntniss d. Structur der Froschhaut. Inaug.-Dissert. Dorpat 1867.

5) Ciaccio, Intorno alla minuta fabbrica della pelle della Rana esculenta. Palermo 1867.

6) Eberth, Untersuchungen über die normale u. path. Anatomie d. Froschhaut. Leipzig 1869.

haut, Engelmann[1]) dagegen betonte von neuem ihr Vorhandensein an allen Drüsen, auch denen der Schwimm- und Nickhaut. Auch Nicoglu[2]) hat Muskelzellen an den Nickhautdrüsen gesehen.

Im Gegensatz zu allen diesen Autoren bestreitet neuerdings Seeck[3]) den musculären Character der bisher als contractile Fasern beschriebenen Zellen überhaupt; er hält dieselben für Ersatzelemente der Drüsenzellen und glaubt, dass die Austreibung des Drüsensecretes durch die direct unter der Cutis liegende quergestreifte Musculatur bewirkt werde. Indess haben schon Leydig und Nicoglu diese Annahme zurückgewiesen und zwar, wie ich glaube, mit vollem Recht. Denn nach den von mir an gereizten Drüsen gemachten Untersuchungen bin auch ich der Ueberzeugung, dass jene fraglichen Elemente nur contractile Zellen sein können und die Bedeutung von Muskelfasern für die Drüsen haben.

Die Muskelfasern sind glatt, spindelförmig, besitzen einen länglichen, centrisch gelegenen Kern und lassen zuweilen eine Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen erkennen; dagegen habe ich nie an ihnen eine Zusammensetzung aus einer homogenen Axe und körnigen Rinde, wie Leydig[4]) sie für andere Amphibien beschreibt, wahrnehmen können. Die Grösse der einzelnen Muskelfasern ist sehr wechselnd. Bald erscheinen sie als kleinste unscheinbare Gebilde, bald so gross, dass sie fast über die ganze Länge einer grossen Drüse sich ausspannen; immer aber liegen sie direct unter der Drüsenepithelschicht, innerhalb der Tunica propria.

Einzelne Autoren haben an allen Drüsen eine vollständige Muskelhülle beschrieben; ich halte diese Ansicht in ihrer Allgemeinheit für nicht richtig, da ich nur bei einer verhältnissmässig kleinen Zahl von Drüsen eine solche vollständige Muskelschicht finden konnte. Bei diesen Drüsen umgeben die meridional zur Drüsenaxe gestellten Muskelfasern wie ein Mantel das Drüsenepithel und sind ohne Schwierigkeit fast auf jedem Schnitt nachzuweisen.

1) Engelmann, Pflüger's Archiv Bd. 5, 1872, p. 498.

2) Nicoglu, Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 56, 1893, p. 409.

3) Seeck, Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. Inaug.-Dissert. Dorpat 1891.

4) Leydig, biolog. Centralblatt Bd. 12, 1892, p. 444.

Die grössere Zahl der Drüsen dagegen lässt auch bei Anwendung der besten Färbemittel nur spärlich vertheilte kleine Muskelfasern erkennen, und bei einer Anzahl von Drüsen bleibt es in der That zweifelhaft, ob sie Muskelzellen besitzen oder nicht. Nun ist es ja verständlich, dass bei der so zerstreut liegenden Muskulatur nur an einzelnen besonders günstig getroffenen Schnitten Muskelzellen sichtbar sein werden; aber immerhin ist es auffallend, dass man auch bei Durchmusterung einer grossen Zahl von Schnitten die Muskelzellen so selten findet. Nichtsdestoweniger glaube ich aber dennoch, dass in der That alle Drüsen zum mindesten spärliche zarte Muskelfasern besitzen, denn die Drüsen, bei welchen ich keine Muskelzellen sah, weichen in ihrem sonstigen Bau in nichts von anderen Drüsen ab, bei welchen Muskelfasern gefunden wurden.

Streitig ist ferner noch die Endigung der Muskelfasern an den Drüsenpolen. Engelmann lässt die Muskeln am oberen Pol oder in dessen Nähe mit breit quer abgestutzten Enden entspringen. Die Muskelzellen sollen an dieser Stelle die Continuität des darüber liegenden Epithels durchbrechen und zwischen die Epithelien sich einschieben, so dass am Ausführungsgang der Drüse eine „Rosette von Faserzellen“ von oben her sichtbar ist. Ich habe diesen Befund niemals bestätigt gefunden. Die Muskelzellen liegen, wie erwähnt, stets auf der Tunica unter der Epithelschicht und durchbrechen das Epithel der Drüse oder des Ausführungsganges an keiner Stelle. Sie endigen ferner nicht breit an den Drüsenpolen, sondern spitz, zuweilen so spitz, dass die feinen Endigungen sich leicht dem Auge entziehen. Möglicherweise treten sie mit diesen Enden noch in die tiefen Schichten der Epidermis ein, wie dieses nach Leydig und Vollmer bei den Tritonen der Fall ist, doch ist es mir wahrscheinlicher, dass die Muskelfasern schon auf dem in der Cutis gelegenen unteren Theile des Drüsenhalses endigen, auf welchem sie mit Sicherheit nachzuweisen sind.

Von P. Schultz[1]) ist am Halstheil der sogenannten Giftdrüsen des gefleckten Salamanders ausser den Faserzellen einer ähnlich wie beim Frosche angeordneten Muskelhülle noch eine zweite Lage Muskelzellen beschrieben worden, die innerhalb der

1) P. Schultz, Arch. f. mikr. Anat. 1889, Bd. 34, p. 11.

contractilen Hülle gelegen sein und nach der Ansicht des Autors als „Sphincter“ wirken sollen. Ich habe beim Frosche etwas Aehnliches niemals gefunden. Uebrigens hat Drasch[1]) neuerdings die Richtigkeit der Annahme auch für den Salamander bestritten und gezeigt, dass diese vermeintlichen Muskelfasern wahrscheinlich Epithelzellen sind.

Wie es möglich gewesen ist, dass bezüglich der Muskelzellen so grosse Differenzen zwischen den einzelnen Autoren entstehen konnten, ist nicht ganz klar. Jedenfalls geht soviel aus der Literatur hervor, dass von einzelnen Autoren ganz verschiedenartige Elemente als Muskelfasern gedeutet sein müssen. So z. B. sind nach Szczesny die Muskelzellen der kleinen Drüsen quergestreift und sollen nach aussen von einer zwischen Muskelschicht und Drüsenepithelien gelegenen Tunica propria sich befinden. Dieser Befund ist aber sicherlich falsch, denn einmal existirt niemals eine Tunica zwischen Muskelzellen und Epithel und zweitens zeigen die Muskelfasern keine Querstreifung; es wäre die letztere Thatsache auch um so wunderbarer, als selbst nach Szczesny die Muskulatur der grossen Drüsen glatt ist.

Im übrigen bin ich der Meinung, dass vielleicht das Drüsenhalsstück, ein von den älteren Autoren nicht genauer beschriebener Theil aller Drüsen, mit seinen Zellen, die kleinen Muskelfasern sehr ähnlich sind, öfters zu irrthümlicher Deutung Anlass gegeben haben mag. —

Das Drüsenepithel bildet die innerste Schicht aller Drüsen der Haut. Es hat in den einzelnen Drüsen ein sehr verschiedenes Aussehen. Die Drüsenzellen erscheinen, namentlich in ungefärbten Präparaten, bald heller, bald dunkler, ihr Protoplasma ist theils aus homogener, theils aus ungleichartiger Masse zusammengesetzt. In einzelnen Drüsen ist das Vorhandensein eines Epithels überhaupt nur mit Mühe zu erkennen und ist daher auch von einigen früheren Untersuchern gar nicht gesehen worden.

Die älteren Autoren haben auf diese Unterschiede ein grosses Gewicht gelegt; diese Verschiedenheiten sind indess in keiner Weise characteristisch für besondere Drüsenarten, wie man früher anzunehmen geneigt war. Der Thatbestand, wie ich ihn nach meinen Präparaten erkenne, ist folgender:

1) Drasch, Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Theil.) 1894, p. 225.

Die Auskleidung aller Drüsen in der innersten Schichte ist ein echtes Drüsenepithel in einschichtiger Lage.

Bei der Mehrzahl der Drüsen — den sogenannten kleinen dunklen, mittelgrossen hellen, nicht contractilen Drüsen und den Schleimdrüsen der Autoren — besteht das Epithel aus continuirlich aneinandergefügten Zellen. Diese Zellen lassen bei der Betrachtung von aussen her (Basis der Zelle) polygonale Formen erkennen (Fig. 2); bei seitlicher Besichtigung (Längsdurchschnitt der Zelle) erschienen sie rechteckig, quadratisch oder dreieckig (Fig. 1). Die Gestalt der Zellen ist also, wie hieraus zu schliessen, entweder prismatisch oder pyramidenförmig. Die Prismen und Pyramiden sind von ungleicher Höhe, es scheint indess, dass die hohen Zellen überwiegen; diese Form ist es, welche von den Autoren gemeinhin als Cylinderepithel beschrieben ist. Die Zellen sind gegen einander scharf, gegen das Drüsenlumen hin weniger deutlich abgegrenzt. Das Protoplasma derselben besteht aus einer homogenen Masse, die zuweilen von feinen stärker lichtbrechenden Fäden sowie von zahlreichen kleinsten chromatischen Granulis durchsetzt ist, sodass die Zelle dadurch oft ein getüpfeltes Aussehen erhält. Jede Zelle besitzt einen Kern, der excentrisch an der Basis der Zelle liegt.

Jede Drüse hat ein deutliches mehr oder weniger weites Lumen, in welchem spärliches Secret in Form feiner stark lichtbrechender Fäden liegt. Die Secretion geht in der Weise vor sich, dass von der dem Drüsenlumen zugekehrten Zellenfläche ein feiner Secretfaden sich ablöst und in das Lumen hineinragt (Fig. 1); eine Umwandlung ganzer Zellen zu Secret ist bei dieser Drüsenform in der Regel nicht nachzuweisen. Die Grösse der beschriebenen Drüsen ist sehr wechselnd; ich habe einen solchen Bau vorwiegend bei den kleineren Drüsen, zuweilen aber auch bei sehr grossen Formen gefunden.

Zu bemerken ist noch, dass diese Drüsen fast niemals eine stark entwickelte Muskelhülle, jedoch häufig Auflagerungen kleinerer zerstreut liegender Muskelzellen besitzen. (Fig. 2.)

Die übrigen Drüsen — die grossen dunklen Drüsen, die contractilen und die Körnerdrüsen der Autoren — haben ein Epithel, dessen Anordnung sich von dem der bisher beschriebenen Drüsen unterscheidet. Während bei jenen der Epithelbelag ein continuirlicher ist und keine Unterbrechungen zeigt, stehen hier

die Zellen gewöhnlich in kleinen Zwischenräumen einzeln oder in Gruppen von zwei bis mehreren Zellen. Nur zuweilen sieht man auch hier ganze Reihen dicht aneinandergefügter Zellen, doch sind dann wenigstens die einzelnen Reihen durch weite Lücken von den Nachbarreihen getrennt.

Die Form der Zellen in den einzelnen Drüsen ist sehr verschieden. Zuweilen zeigen die Zellen unzweifelhafte Aehnlichkeit mit den Zellen der oben geschilderten Drüsen und erscheinen in der Ansicht von aussen polygonal, vorausgesetzt, dass man Gelegenheit hat, die Zellgrenzen überhaupt genau wahrzunehmen, was mitunter sehr schwierig ist. Bei diesen Drüsen geht nämlich nicht nur an einer Stelle der zugespitzten Zelle ein Secretfaden ins Lumen über, sondern an vielen Stellen der Oberfläche gleichzeitig, was hier ja möglich ist, da die Zellen, wie erwähnt, in kleinen Abständen von einander zu stehen pflegen. Die ausstrahlenden Secretfäden, welche denen der oben geschilderten Drüsen in Aussehen und Lichtbrechungsvermögen vollständig gleich sind, verzweigen sich untereinander und mit denen der Nachbarzellen. Auf diese Weise kommt ein Netz feinster Secretfäden zu Stande, in dessen Mitte — wenn man, wie in Fig. 4 eine Flächenansicht der Drüse vor sich hat — die Drüsenzellen liegen. Da nun das Protoplasma dieser Zellen sehr hell, homogen und meist nicht granulirt ist, da ferner der Uebergang von Protoplasma zu Secret so unmerklich erfolgt, dass im Bilde die austretenden Secretfäden noch als Ausläufer des Protoplasmas erscheinen, so ist eine scharfe Grenze zwischen Protoplasma und Secret nicht zu ziehen und die eigentliche Form der Zelle nur zuweilen an feinsten Schnitten erkenntlich (Fig. 4).

Im Durchschnitt erscheinen diese Zellen sternförmig; es ist jedoch aus dem Gesagten leicht ersichtlich, dass auch hier die Grundform der Zelle einem Prisma oder einer Pyramide entsprechen muss.

In den meisten Drüsen sieht man indess keine derartigen Zellen, sondern nur wandständige, dunkle oder — in tingirten Schnitten — stark gefärbte und dadurch vom Secret verschiedene Protoplasmamassen von unregelmässiger Gestalt mit einem oder mehreren Kernen (Fig. 3). Der Uebergang vom Secret ins Lumen ist hier nur weniger deutlich nach dem geschilderten Modus oder auch gar nicht zu beobachten.

Die Unterschiede in der Form der Zellen erklären sich, glaube ich, einfach durch folgenden Umstand: Fast regelmässig findet man das weite Lumen dieser Drüsen mit Secretmassen ausgefüllt. Dieselben setzen sich aus den geschilderten Secretfäden zusammen und bilden in einigen Drüsen ein weitmaschiges Netz dieser Fäden; in stärker gefüllten Drüsen werden die Maschen des Netzes enger, die einzelnen Fäden verdicken sich, und es kann unter Umständen die Netzstructur ganz verloren gehen, sodass die Drüse dann mit einem regellosen Gewirr von einzelnen durcheinanderliegenden Secretfäden ausgefüllt erscheint. In den weniger gefüllten Drüsen zeigen die Drüsenzellen deutlich die polygonalen Formen (Fig. 4), in den prall gefüllten sind die Zellen gleichsam zusammengedrückt und haben unregelmässige Formen (Fig. 3): es ist also klar, dass der Druck des Secrets die Gestaltveränderung bedingt. Die einzelne Zelle wird unter dem Einfluss dieses mechanischen Momentes um so leichter ihre Form verändern, je mehr sie durch eine isolirte Lage befähigt ist, jedem Druck auszuweichen.

Ausser den besprochenen Secretfäden finden sich im Lumen dieser Drüsen zuweilen auch vollständige Drüsenzellen, die noch ziemlich regelmässig die characteristische Form zeigen (Fig. 3) und theils auch ganz wie die fixen Drüsenzellen Secretfäden nach allen Seiten ausstrahlen; sehr bald aber scheinen diese Zellen sich völlig in Secret aufzulösen und auf diese Weise zu verschwinden. Auch der Kern dieser Zellen geht zu Grunde, wenn es auch nicht ganz klar ist, auf welche Weise, da er sehr bald seine Färbefähigkeit einbüsst und sich so der weiteren Beobachtung entzieht.

Im Lumen *einer* Drüse sieht man unter Umständen bis zu zehn oder noch mehr solcher Zellen inmitten von Secretfäden liegen. Zuweilen, allerdings recht selten, erscheint sogar das ganze Lumen nur mit derartigen Zellen, deren Ausläufer sich unter einander verzweigen, erfüllt. In solchen Fällen sind die einzelnen Zellen im Lumen in ihrer Form noch völlig ähnlich den der Wand adhärirenden Zellen. Sie unterscheiden sich nur dadurch, dass sie nicht wie gewöhnlich grosse typische Kerne, sondern nur kleine, unregelmässig geformte chromatische Körperchen besitzen.

Ich habe den gleichen Befund an Drüsen der normalen

nicht gereizten Froschhaut nur selten, als Regel jedoch in Drüsen gesehen, welche nach einmaliger kräftiger Reizung noch längere Zeit in Thätigkeit waren. Auch hier sieht man dann das Drüsenlumen deutlich von Zellen erfüllt, die derartige chromatische Körperchen besitzen. Es scheint mir nicht zweifelhaft, dass es sich hierbei um Kernmodificationen handelt, aber ich vermag nicht zu sagen, wie dieselben zu Stande kommen. Diese Veränderungen des Kerns scheinen überall da aufzutreten, wo der Drüse nach ausgiebiger Entleerung die Aufgabe zufällt, schnell wieder einen Secretvorrath zu erzeugen.

Durch das Vorhandensein dieser Zellen im Lumen erklärt sich nun in sehr einfacher Weise die Unvollständigkeit des Zellbelages der Drüsenwand, wie sie für diese Drüsen charakteristisch ist. Die freien Zellen sind offenbar nichts anderes, als von der Drüsenwand losgelöste, zum Untergang bestimmte Elemente.

Die Drüsen, welche einen solchen Bau zeigen, sind in der Regel grösser als die zuerst beschriebenen Drüsen, doch kommen unter ihnen auch ganz kleine Formen vor; alle diese Drüsen besitzen indess ausnahmslos eine stark entwickelte musculöse Hülle.

Meiner Meinung nach sind diese Drüsen den erst geschilderten viel näher verwandt, als man bisher anzunehmen geneigt war. Es geht das sowohl aus der Vergleichung der anatomischen Verhältnisse, als auch daraus hervor, dass gewisse Uebergangsformen zwischen den beiden Gruppen existiren, wenn sie auch nur selten zu finden sind. Man findet nämlich bei einigen wenigen Drüsen, welche anscheinend der zweiten der beschriebenen Gruppen angehören, bei genauer Durchmusterung einiger zusammengehöriger Serienschnitte zuweilen auch Zellpartieen, deren einzelne Elemente der Gestalt nach den Zellen der ersten Drüsengruppe gleichen und auch deren Secretionseigenthümlichkeiten zeigen.

Engelmann, und nach ihm auch ein neuerer Untersucher, Seeck, haben in der Froschhaut eine besondere Gruppe von Drüsen beschrieben, deren Eigenthümlichkeit darin bestehen soll, dass sie „Körnchen“ als Secret produciren. Ich meinerseits habe an Präparaten, die nach den früher erwähnten Methoden behandelt waren, niemals eigentliche Körnchen im Secret irgend einer Drüse gesehen, ausser etwa die Kerne oder Kernreste der

beschriebenen freien Zellen. Dagegen fand ich allerdings einmal, als ich zur Darstellung der Nervenendigungen in den Drüsen nach Golgi-Cajal Präparate mit Osmiumsilbernitrat behandelte, im Secret vieler Drüsen kleine schwarze Körnchen oder vielmehr Kügelchen. Ebenso sah ich zuweilen im Inhalt von Drüsen, die in starker Kalilauge gelegen hatten, kleine glänzende Körnchen. Ich möchte glauben, dass es sich hier um secundär eingetretene Veränderungen des Drüsensecretes handelt. Jedenfalls sind die Körnchen von mir nicht nur in „Körnerdrüsen", sondern mitunter auch in den „Schleimdrüsen" gefunden worden; ich kann mich daher schon aus diesem Grunde der Ansicht, dass die Engelmann'schen sogenannten „Körnerdrüsen" eine besondere Drüsenart darstellen, nicht anschliessen; die Drüsen gehören vielmehr ihrem Bau nach in der Mehrzahl der Fälle zu der zweiten der vorher beschriebenen Gruppen.

Es ist übrigens fraglich, ob die von mir im Lumen der beiden beschriebenen Drüsengruppen beobachteten, zum Theil netzartig zusammenhängenden „Secretfäden" in dieser Form auch im Inhalte lebender Drüsen vorhanden sind. Das Secret der Hautdrüsen ist eine schwach trübe, schleimartige Flüssigkeit, in der, wie die microscopische Untersuchung entleerter Secrettheile zeigt, feine fädige Massen suspendirt sind. Diese Differenzirung des Secrets in zwei verschiedene Substanzen erinnert an die beschriebene Netzbildung im Drüsenlumen; die Differenzirung könnte freilich hier auch durch die einwirkenden Reagentien hervorgebracht sein, was dann auch für die oben beschriebenen, aus den Drüsenzellen ausstrahlenden Secretfäden gelten würde. Wie erwähnt, finden sich auch im Drüsenlumen zuweilen statt des Netzes nur einzelne Fäden; die Flemming'sche Methode bringt alle diese Bildungen am deutlichsten zur Anschauung. Der flüssigere Antheil des Drüseninhalts muss natürlich bei der Herstellung von Schnittpräparaten verloren gehen, sodass die Netzlücken leer erscheinen.

Der Ausführungsgang der Drüsen zeigt bei allen in der Froschhaut vorhandenen Drüsenformen denselben Bau. Vergleiche ich, wie das die früheren Autoren auch gethan haben, die Einzeldrüse mit einer bauchigen Flasche, so entspricht der Drüsenkörper der Flasche und der Ausführungsgang dem Flaschen-

halse. Der Ausführungsgang der Drüse durchsetzt die Haut in senkrechter Richtung; man kann an ihm, wie selbstverständlich, das Lumen und die Wand unterscheiden. Das Lumen ist nicht überall gleichmässig weit, sondern zeigt an einzelnen Stellen unbedeutende Erweiterungen. Die Wand des Ausführungsganges lässt zwei etwas verschiedenartige Abschnitte erkennen, einen unteren, der noch in der Cutis liegt und die Verbindung mit dem Drüsenkörper darstellt und einen oberen, nach aussen mündenden, der durch die Epidermis gebildet wird (Fig 1).

Der untere noch in der Cutis steckende Theil besteht aus zwei Schichten Epithelzellen. Diese beiden Zellenschichten erstrecken sich auch noch auf den obersten Abschnitt des Drüsenkörpers; man kann daher auch sagen: Der obere Theil des Drüsenkörpers und der sich daran anschliessende Drüsenhals werden von einer doppelten Schicht von Epithelzellen gebildet. Die Zellen sind platt spindelförmig, haben einen länglichen Kern und sind sehr regelmässig hintereinander in Reihen angeordnet, die der Richtung der Drüsenmeridiane entsprechen. Die Zellen sehen fast so aus wie die von Szczesny an den kleinen Drüsen beschriebenen und als quergestreifte Muskelfasern gedeuteten Zellen.

Der obere Theil des Drüsenhalses wird von den Zellen der Epidermis gebildet, die hier anders als die übrigen Epidermiszellen gestaltet sind. Es lassen sich in diesem Theil des Drüsenhalses ebenso wie im unteren Teil zwei Zellschichten unterscheiden. Die Zellen sind klein und im optischen Durchschnitt etwa viereckig; sie unterscheiden sich deutlich von den übrigen grösseren und hohen Zellen der Epidermis.

Die eigentliche Drüsenmündung wird von Zellen begrenzt, die mit der obersten verhornten Zellschicht zusammenhängen; es sieht so aus, als ob einzelne Hornzellen in die Epidermis hineinragen. Die Wände dieser Zellen sind unter einander verschmolzen, sodass eine schlauch- oder zuweilen auch trichterförmige Bildung zu Stande kommt (Fig. 1 u. 3), an der Zellgrenzen nicht mehr sichtbar sind. Diese trichterförmige Bildung wird von einigen Zellen umgeben, welche sich durch eine etwas veränderte Gestalt und, in tingirten Schnitten, auch durch ihre mattere Färbung von den benachbarten Zellen unterscheiden.

Diese Zellen sind zweifellos zum Ersatz für die den Trichter bildenden Zellen, welche zeitweise bei der Häutung mit der Hornschicht abgestossen werden, bestimmt.

Die eigentliche Ausmündung der Drüse präsentirt sich auf der Oberfläche der Haut als ein kleiner Y-förmiger Spalt, der von drei Zellen, wie sie in Fig. 5 dargestellt sind, begrenzt wird. Meist habe ich nur in einer oder zwei dieser Zellen auch Kerne gefunden, doch sind zuweilen auch drei Zellkerne sichtbar. Nicoglu fasst (bei Triton!) diese nicht recht von einander abgegrenzten Zellen als eine einzige Zelle auf und lässt somit die Drüse durch das Centrum einer Zelle ausmünden. Eberth scheint der gleichen Ansicht zu sein, insofern als er die Umgebung der Mündung mit dem Namen „Stomazelle" bezeichnet. Ich kann dieser Ansicht nicht beipflichten; es wäre, soweit meine Kenntnisse reichen, der erste Fall, dass eine Drüse, um ihr Secret nach aussen zu befördern, eine Zelle durchbohrt. Ich glaube also, dass die Mündung der Drüse, wie oben beschrieben, von drei Zellen begrenzt wird.

Die früheren Angaben über den Bau des Ausführungsganges sind bis auf die Angaben von Seeck (l. c.) sehr unvollständig und enthalten ausserdem einige Irrthümer. Nach Engelmann sollen Muskelzellen sich zwischen die Epithelien des Ausführungsganges hineinschieben. Ich habe bereits früher mich darüber geäussert, dass diese Angabe nicht zutreffend ist.

Eberth lässt das Epithel der Drüse ohne bestimmte Grenze in das „flache cubische Epithel" des Ausführungsganges übergehen; er erkennt also nur eine Lage von Zellen in demselben an.

Szczesny beschreibt an den kleinen Drüsen Muskelzellen, die, wie oben erwähnt, wahrscheinlich mit den Epithelien der äusseren Zellschicht in der Wand des Drüsenausführungsganges identisch sind.

Es ist oftmals der Versuch gemacht, die Hautdrüsen auf Grund ihrer anatomischen und functionellen Verschiedenheiten in Gruppen einzutheilen; bisher hat sich indess keine dieser Gruppirungen einer allgemeinen Anerkennung zu erfreuen gehabt. Die Engelmann'sche Eintheilung der Froschdrüsen in Schleim-

und Körnerdrüsen, welche einen gewissen Anklang fand und die auf alle Amphibien übertragen wurde, ist in dieser Allgemeinheit neuerdings von Calmels[1]) und Leydig[2]), der seine früheren Ansichten berichtigte, auf Grund umfangreicher erneuter Studien über die Amphibienhaut angegriffen worden. Diese Untersuchungen führten nämlich zu dem Resultat, dass bei den meisten Amphibien thatsächlich kein so strenger Unterschied zwischen den einzelnen in der Haut vorkommenden Drüsenformen besteht, dass man genöthigt wäre, mehrere Drüsenarten in der Haut anzunehmen. Im Gegentheil kamen die Autoren zu der Ueberzeugung, dass es bei den untersuchten und wahrscheinlich überhaupt bei allen Amphibien nur eine einzige Art von Hautdrüsen gäbe, deren verschiedene Secretionsstadien man früher für besondere Drüsenarten gehalten hätte. Mit dieser Ansicht würde es übereinstimmen, dass bei einem Batrachier, dem Grottenolm (Proteus anguineus) nach den von Bugnion[3]) ausgeführten Untersuchungen zweifellos nur eine Art von Hautdrüsen vorkommen soll.

Dem gegenüber hat dann aber neuerdings wieder Nicoglu (l. c.) auf Grund von Tinctionen der Drüsen mit specifisch schleimfärbenden Mitteln nachzuweisen versucht, dass — wenigstens für sein Versuchsthier, den Triton alpestris —, eine Eintheilung der Drüsen in zwei oder sogar drei Arten festzuhalten sei, nämlich:

I. Art: Drüsen, welche die Thioninreaction geben = mucinhaltige = Schleimdrüsen.

II. Art: Drüsen, welche die Thioninreaction unter keinen Umständen geben.

III. Art: Drüsen, welche augenblicklich als Doppelbildungen anzusehen sind und in einem Drüsenbalge theils Zellen enthalten, welche die Mucinreaction geben (I. Art), theils solche Zellen, welche die Reaction unter keinen Umständen und auf keiner Stufe der Entwicklung zeigen (II. Art).

Diese Beweisführung ist indess nach meiner Ansicht nicht einwandfrei und überzeugend. Denn erstens steht, wie ich glaube,

1) Calmels, Arch. de Physiologie Bd. XV, 1883.

2) Leydig, biolog. Centralblatt Bd. XII, 1892, p. 444.

3) Bugnion, Bulletin des la société Vaudoise des sciences naturelles. Vol. XII, Nr. 70.

die specifisch mucinfärbende Wirkung des Thionins noch nicht mit voller Sicherheit fest, zweitens aber giebt der Autor an, im III. Typus der Drüsen sowohl Zellen gefunden zu haben, welche die Mucinreaction immer geben, als auch solche Zellen, welche die Reaction auf keiner Stufe der Entwickelung zeigen. Der Nachweis für diese Behauptung des Autors lässt sich aber auf dem von ihm eingeschlagenen Wege gar nicht mit Sicherheit erbringen, da es unmöglich ist, ein und dieselbe Drüse in ihren verschiedenen Entwickelungsstadien chemisch zu untersuchen. Es ist sehr wohl denkbar, dass eine Zelle, die in gewissen Entwickelungs- oder Secretionsstadien die Mucinreaction giebt, in anderen Stadien die Reaction nicht zeigt, und es scheint mir daher vor der Hand auch für die Tritonen noch zweifelhaft zu sein, ob die beschriebenen Zellen wirklich principiell verschiedene und für besondere Drüsenarten charakteristische Zellarten oder nur einzelne Formen einer und derselben Zellenart sind.

Ich habe aus diesem Grunde von einer chemischen Untersuchung der Froschdrüsen Abstand genommen und absichtlich nur möglichst einfache Färbungen verwendet.

Wenn ich nun auf Grund meiner Beobachtungen ein Urtheil darüber abgeben soll, ob bei der Froschhaut eine oder mehrere Arten von Drüsen vorhanden sind, so glaube ich nach den im Vorstehenden mitgetheilten Untersuchungsthatsachen die Frage in folgender Weise beantworten zu können: Es ergiebt sich in der That die Möglichkeit, die einzelnen Drüsenformen als verschiedene Secretionsstadien eines und desselben Drüsentypus aufzufassen, und es ist fortan weder eine Eintheilung der Froschhautdrüsen in helle und dunkle oder contractile und nicht contractile (ältere Autoren), noch eine Gruppirung in Schleim- und Körnerdrüsen (Engelmann) aufrecht zu erhalten.

Sollte meine Annahme zutreffen, so wären dann die von mir als erste beschriebenen Drüsen (die den kleinen und mittelgrossen hellen, den nicht contractilen Drüsen und den Schleimdrüsen der Autoren entsprechen) als die Jugendformen, die in zweiter Linie besprochenen Drüsen (die kleinen und grossen dunklen Drüsen, die contractilen und die Körnerdrüsen der Autoren) als die Altersformen der einen in der Froschhaut

vorhandenen Drüsenart aufzufassen. Man müsste sich dann den Entwickelungsgang einer Drüse folgendermassen vorstellen:

Die Drüse besitzt in der embryonalen Anlage eine vollständige Auskleidung von dicht nebeneinander stehenden Drüsenepithelien. Die Zellen secerniren eine Zeit lang, ohne dabei ihre Gestalt zu verändern oder ihre Lebensfähigkeit zu verlieren. Die Drüse besitzt zu dieser Zeit entweder nur einzelne wenige contractile Zellen, die kaum als eine besondere Hülle zu bezeichnen sind, oder aber es existirt vielleicht auch nur eine Zellenlage, aus der sich die contractilen Elemente im Laufe der weiteren Entwickelung der Drüse bilden. Nach einer gewissen Lebensdauer erschöpft sich aber bei immer gesteigerter Secretionsthätigkeit die Leistungskraft der Drüsenzellen, einzelne werden abgestossen und gehen zu Grunde; so entstehen die Lücken im Wandbelag. Gleichzeitig füllt sich die Drüse immer stärker mit Secret, das Lumen weitet sich aus, die Drüsenzellen verändern unter dem Einfluss des von den Secretmassen auf sie ausgeübten Drucks ihre ursprüngliche Gestalt; hierdurch sowie durch die zu dieser Zeit stark entwickelte Muskelhülle wird das ganze Aussehen der Drüse erheblich verändert.

Ich glaube nun noch auf einen Umstand aufmerksam machen zu müssen, der meine soeben ausgesprochene Ansicht vielleicht zu unterstützen geeignet ist.

In einer Anzahl von Drüsen und zwar ausschliesslich bei solchen, die ich als ältere Formen gedeutet habe, finden sich Erscheinungen, welche auf regressive Vorgänge schliessen lassen. Man sieht zuweilen die grossen sonst kugligen oder ovalen Drüsen zusammengefallen und fast ohne Secretinhalt. Die Drüsenepithelien sind in solchen Fällen bis auf wenige verschwunden, die Zellen der sehr stark entwickelten contractilen Hülle sind in Zerfall begriffen und die Contouren der einzelnen Elemente verwischt, ihre Färbefähigkeit ist fast ganz erloschen, die Kerne sind oft gänzlich verloren gegangen. Es scheint also von Zeit zu Zeit eine vollständige Atrophie aller Elemente des Drüsenkörpers stattzufinden, ein Umstand, der diese Drüsen ohne Weiteres als Altersformen kennzeichnet.

Es entsteht nun die weitere Frage: Was geschieht mit dem verödeten Drüsenbalge, und in welcher Weise findet der Ersatz

für die auf die geschilderte Art zu Grunde gehenden Drüsen statt? — Wenn es sich noch erweisen liesse, dass an Stelle der verschwindenden Drüsen, die anscheinend den Altersformen entsprechen, auf irgend eine Weise junge Drüsen entstehen, die den Bau der von mir beschriebenen Jugendformen zeigen, so dürfte daraus sich die unbedingte Nothwendigkeit ergeben, alle Drüsenformen der Froschhaut einer einzigen Drüsenart zuzurechnen.

Die Frage nach dem Zellersatz in den Hautdrüsen der Amphibien ist erst in neuester Zeit zur Discussion gekommen. Nicoglu wurde (1893) bei seinen mehrfach erwähnten Untersuchungen an Tritonen zuerst darauf aufmerksam, dass an dem von ihm sogenannten Schaltstück der Drüsen kleine unscheinbare Zellen zu finden seien, von denen, wie es schien, eine Neubildung von Drüsenzellen ausgehen könnte. Nach Nicoglu's Beobachtung soll an diesen Zellen, innerhalb des Balges einer schon vorhandenen Drüse, deren Zellen ähnlich wie bei Rana bei der Secretion allmählich zu Grunde gehen, eine neue Lage von Drüsenepithelien sich bilden. Ueber die Herkunft dieser den neuen Drüsenzellen zum Ursprung dienenden Elemente selbst vermochte dieser Autor nichts zu ermitteln.

Die Nicoglu'schen Untersuchungen wurden fortgesetzt von E. Vollmer[1]), welcher festzustellen suchte, dass die im Schaltstück der Drüsen beobachteten unscheinbaren Zellelemente Epidermiszellen seien, welche — vielleicht durch die Lücken zwischen den einzelnen bei Triton bis zur Hornschicht hinaufreichenden Muskelzellen — in die Drüse hineinwuchern, sich zu Drüsen- resp. Muskelzellen umgestalten, und in ähnlicher Weise, wie Nicoglu es annimmt, zu einer Totalregeneration der Elemente des Drüsenkörpers, der Epithelien sowohl wie der Muskelzellen, Anlass geben sollen.

Die Angaben Vollmer's sind trotz der eingehenden Schilderung, welche der Autor von den beobachteten Vorgängen giebt, einstweilen nur schwer verständlich. Es würde allen bisherigen Erfahrungen zuwider laufen, wenn die Regeneration einer Drüse auf diese Weise erfolgen sollte.

Meine eigenen Versuche, die Regenerationsvorgänge beim

1) E. Vollmer, Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 42, 1893, p. 405.

Frosche mit Hilfe der in der Einleitung erwähnten Kunstmittel zur Anschauung zu bringen, haben allerdings einstweilen zu einem abschliessenden Resultat noch nicht geführt. Ich habe mit Sicherheit bisher nur feststellen können, dass die früher geschilderten regressiven Stadien in einzelnen Drüsen vorkommen. Einwandfreie Beobachtungen über regenerative Vorgänge zu machen ist mir einstweilen nicht gelungen. Ich kann indess wohl behaupten, beim Frosche bisher keinen Anhalt dafür gefunden zu haben, dass innerhalb eines verödeten Drüsenbalges Epithel- und Muskelzellen sich von Grund aus regeneriren. Es ist mir vielmehr nach einigen Befunden wahrscheinlicher, dass an Statt der gänzlich zu Grunde gehenden Drüse an einer benachbarten Stelle eine ganz neue Drüse nach dem Typus der embryonalen Drüsenbildung sich anlegt, d. h. also aus einer zapfenförmig in die Cutis sich einsenkenden Wucherung der Epidermiszellen.

Die endgiltige Feststellung dieser Dinge muss allerdings einer besonderen Untersuchung vorbehalten bleiben, die vielleicht dann auch die interessante und viel discutirte Streitfrage entscheiden können wird, ob die contractilen Zellen der Drüsen gleich den Drüsenepithelien aus ectodermalem Bildungsmaterial entstehen oder ob sie aus einer mesodermalen Anlage sich bilden.

Das Ergebniss dieser Arbeit fasse ich in folgende Sätze zusammen:

1. Es giebt in der Haut des Frosches und wahrscheinlich aller Amphibien nur eine einzige Art von Drüsen.

2. Die verschiedenen Drüsen der Autoren sind als Jugend- und Altersformen dieser einen Drüsenart oder als Entwickelungsstadien anzusehen.

3. Eine Erneuerung der Drüsen findet beim Frosche wahrscheinlich nach embryonalem Typus statt.

Es sei mir zum Schluss gestattet, dem Director des hiesigen Kgl. anatomischen Instituts, Herrn Geheimen Medicinalrath Prof. Dr. L. Stieda, der die Güte hatte, mir bei der Redaction der

*

vorliegenden Abhandlung behilflich zu sein, für die vielfache von ihm erhaltene Unterstützung aufrichtigem Dank abzustatten.

Die beigefügten Zeichnungen fertigte Herr College W. Symanski an; auch ihm sage ich hierfür meinen besten Dank.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X.

Fig. 1. Eine Drüse von der p. 142 beschriebenen Art im Längsschnitt: *E* = Epidermis, *T. B.* = trichterförmige Bildung, *E. Z.* = Ersatzzelle des Trichters, *I. Z. A.* (*A. Z. A.*) = innere (äussere) Zelllage des Ausführungsganges (oberer Theil des Drüsenhalses), *D. H.* = unterer Theil des Drüsenhalses, *D. Z.* = Drüsenzellen, *P.* = Pigment. Ocular 4, Zeiss DD.

Fig. 2. Eine Drüse derselben Art wie in Fig. 1, in der Ansicht von der Fläche: *D. Z.* = Drüsenzellen, *M. Z. K.* = Muskelzellenkerne, *T. p.* = Zellen der Tunica propria. Ocular 4, Zeiss DD.

Fig. 3. Eine Drüse von der p. 143 beschriebenen Art im Längsschnitt. *E.* = Epidermis, *T. B.* = Trichterbildung, *E. Z.* = Ersatzzelle, *D. H.* = Zellen des Drüsenhalses, *D. Z.* = Drüsenzellen, *f. Z.* = freie Zellen im Drüsenlumen. Ocular 4, Zeiss DD.

Fig. 4. Eine Drüse derselben Art wie in Fig. 3 in der Ansicht von der Fläche: *D. Z.* = Drüsenzellen, *M. Z.* = Muskelzellen, *S* = Secretfäden. Ocular 4, Zeiss E.

Fig. 5. Drüsenmündung in der Ansicht von oben: *Y* = Mündungsspalt, Z_1, Z_2, Z_3 = Zellen, welche die Drüsenmündung umgeben, *K* = Kern einer dieser Zellen, *Z. H.* = Zellen der Hornschicht. Ocular 4, Zeiss DD.

Nachtrag zur Abhandlung:

„Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen."

(S. 1—13 dieses Bandes.)

Von

R. v. Erlanger.

Nach Absendung meiner vorläufigen Mittheilung „über den feineren Bau der Gonaden des Regenwurms" (Zool. Anz. XVIII, N. 488, p. 421—424) erhielt ich durch das Literaturverzeichniss derselben Zeitschrift Kenntniss einer vorläufigen Mittheilung von G. N. Calkins „on the history of the Archoplasm in the Spermatogenesis of Lumbricus (Trans of the New-York Acad. of Sciences XIII, 93—94, p. 135—139). Da dieser Aufsatz sich nur auf die zwei letzten Theilungen in der Spermatogenese bezieht, berücksichtigte ich denselben in meiner ausführlichen Arbeit nicht. Nach Abschluss derselben erhielt ich die ausführliche Arbeit von Calkins „The spermatogenesis of Lumbricus" (Journ. of Morph. XI, 2, 1895, p. 271—298, 3 Taf.). Unsere Untersuchungen sind also ganz unabhängig ausgeführt worden und weichen auch in den Punkten, welche sie gemeinsam behandeln, nicht unerheblich von einander ab. In Folge anderer Präparationsmethoden: Untersuchung des lebenden herauspräparirten Hodens und sofortiger Fixirung und Mazeration desselben, bin ich, wie ich glaube, zu einem besseren Verständniss des feineren Baues dieses Organs als Calkins gelangt. Auch wendete ich meine Aufmerksamkeit zunächst ausschliesslich dem Bau des Hodens zu, um so einen festen Untergrund für das spätere Studium der Samenentwicklung zu erhalten. Zweck

dieser Nachschrift soll es sein, die Gegensätze zwischen Calkins' und meinen Angaben über die Structur des Regenwurmhodens hervorzuheben.

Zunächst ist Calkins, wie früher Bloomfield der Peritonealüberzug des Hodens entgangen, welchen R. S. Bergh inzwischen nachgewiesen hat, weiter deutet er die kleineren Hodenfollikel als vielkernige Zellen, während ich namentlich durch Mazeration nachgewiesen zu haben glaube, dass ein jeder derartiger kleiner Follikel aus mehreren Hodenzellen besteht. Calkins ist es aufgefallen, dass sämmtliche Kerne der als Hodenzellen von ihm aufgefassten Gebilde auf dem gleichen Stadium der Theilung stehen, eine Thatsache, welche meinen Angaben nach durch den Zusammenhang aller einen Follikel zusammensetzenden Zellen erklärlich ist. Weiter hat er in den meisten Hodenzellen keinen Nucleolus finden können, während ein solcher von relativ bedeutender Grösse schon an lebenden Hodenzellen leicht beobachtet werden kann. Das von mir als Nebenkern, von Calkins als Archoplasma bezeichnete Gebilde hat der amerikanische Forscher in den Hodenzellen mit Sicherheit nicht nachweisen können[1]. Die Untersuchung eines günstigeren Objektes, die Hodenzellen von Blatta germ. haben mich unterdessen gelehrt, dass der Name Nebenkern in vorliegendem Fall kein passender ist, wie ich es in einem demnächst im Zoologischen Anzeiger zu erscheinenden Artikel auseinander gesetzt habe. Ebenso unpassend erscheint mir aber auch der Ausdruck Archoplasma, den ich mit Bütschli, M. Heidenhain und Wilson für überflüssig halte, auch für das Ascarisei, welches ich daraufhin untersucht habe[2]. Bei den männlichen Genitalzellen von Lumbricus und von Blatta besteht das sogenannte Archoplasma aus dunklen Körnern, welche in dem das Centrosom umgebenden Protoplasma angehäuft sind. Dieselben haben nichts mit der Bildung der Spindel oder den Strahlen zu thun und sind während des ganzen Verlaufs der Theilung nachweisbar. Daher vermag ich auch Calkins nicht beistimmen, wenn er das Archoplasma durch Einwirkung härtender

1) Und nicht abgebildet.
2) Und zwar besonders auf Schnitten.

Reagentien zu einem Centrosom sich zusammenballen lässt. In der ruhenden Zelle liegt das Centrosom in der körnigen Protoplasmaanhäufung, welche allerdings bei der Behandlung mit Fixirungsmitteln mehr oder weniger schrumpfen kann. Wie Calkins bin ich der Ansicht, dass der Name Nebenkern auf dasjenige Gebilde zu beschränken ist, welches Bütschli, der den Namen zuerst eingeführt hat, so bezeichnet. In Wirklichkeit hat Bütschli den Namen Nebenkern nur für die Spermatiden gebraucht, was Calkins entgangen zu sein scheint. Dagegen hat Calkins den Ursprung des Nebenkerns ganz richtig erkannt und ihn von dem Rest der Verbindungsfasern abgeleitet. Es erscheint mir aber zweckmässiger den Namen Nebenkern, da dieser zu Missverständnissen Anlass geben kann, ganz fallen zu lassen und durch den Ausdruck Restkörper (Fasernrestkörper) zu ersetzen, zumal die in der Spermatogenese von Blatta vorkommenden „corps résiduels" demselben Gebilde entsprechen. Das sogenannte Archoplasma der männlichen Genitalzellen von Lumbricus und Blatta unterscheidet sich insofern von dem sogen. Archoplasma des Ascariseies, als es dunkle Körner enthält, während es bei Ascariseiern nur aus gewöhnlichem Protoplasma besteht, welches von Dotterkugeln frei ist und daher von der übrigen Zellsubstanz absticht. Wie Wilson hervorhebt, hat die Bezeichnung „Archoplasma" nur einen topographischen Werth und müsste sie, falls ein besonderer Ausdruck für das Protoplasma, welches das Centrosom und die Spindelanlage zunächst umgiebt, aus praktischen Rücksichten wünschenswerth erschiene, durch eine andere ersetzt werden, da man jetzt in den allermeisten Fällen einen besonderen Begriff mit dem Worte Archoplasma verbindet, nämlich dass aus diesem Stoff die Spindelanlage und die Strahlung hervorgebildet werde.

Soweit über die Gegensätze in den von Calkins und mir erzielten Resultate in Bezug auf die Structur des Hodens und der Hodenzellen. Obgleich ich die eigentliche Spermatogenese des Regenwurmes nur ganz flüchtig untersucht habe, muss ich bezweifeln, dass Calkins diejenigen Stadien vor sich gehabt hat, welche unmittelbar auf die Einwanderung der Hodenzellen in den Nebenhoden folgen. Dagegen beschreibt Bloom-

field solche und bildet sie ab, nach Präparaten, welche er aus jungen Nebenhoden erhalten hat. Ob Bloomfield's Angaben den Thatsachen entsprechen oder nicht, muss ich einstweilen unentschieden lassen, glaube aber, dass es sich lohnen würde, junge Nebenhoden darauf hin zu untersuchen, was Calkins unterlassen zu haben scheint. Nach meinen eigenen Beobachtungen an den Hodenzellen zu urtheilen, halte ich es für unwahrscheinlich, dass die Zellen eines Hodenfollikels im Nebenhoden ihren Zusammenhang bewahren sollen.

Heidelberg, den 27. Januar 1896.

757

Untersuchungen über Zelltheilung.

Von

Dr. **Bernhard Rawitz.**
Privatdocenten an der Universität Berlin.

Hierzu Tafel XI.

I.

Das Verhalten der Attraktionssphäre bei der Einleitung der Theilung der Spermatocyten von Salamandra maculosa.

Die Resultate, welche ich bei der ruhenden Zelle des Salamanderhodens [1]) durch die adjektive Verwendung der basischen Aniline erhielt, liessen es angezeigt erscheinen, die Phasen der Zelltheilung mit dem gleichen technischen Verfahren zu studiren. Die Schärfe und Klarheit, mit welcher die Attraktionssphäre gefärbt wurde, sowie die unbedingte Zuverlässigkeit der Methode versprachen über das noch nicht völlig erkannte Verhalten der Sphäre bei der Einleitung der Zelltheilung Aufklärung zu bringen. Es war dies um so wünschenswerther, als mit den bisher am meisten verwendeten Färbungsmethoden, dem Flemming'schen Orangeverfahren und den Hämatoxylinlacken, die Sphäre nicht deutlich, gelegentlich auch gar nicht sich färben liess, sondern nur eine sichere Hervorhebung der Centrosomen möglich war.

Einen Einwand allerdings könnte man gegen die von mir eingeführte adjektive Verwendung der basischen Aniline [2]) erheben und hat ihn auch privatim erhoben, nämlich dass die Methode, im Gegensatze zu den anderen angeblich zu wenig färbenden, thatsächlich zu viel färbe und dass bei genügender Extraktion des Farbstoffes meine Resultate sich nicht wesentlich mehr

1) Rawitz, Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Dies Archiv Bd. 44.

2) Das Nähere über das oben erwähnte Färbungsverfahren findet man in meinem: „Leitfaden für histiologische Untersuchungen". II. Auflage. Jena 1895.

von denen anderer Forscher unterscheiden würden. Dass eine starke Extraktion auch bei adjektiver Verwendung der Aniline möglich ist, kann nicht bestritten werden, da die Aniline keine echten Färbungen liefern, sondern in Alkohol ausgehen. Dass diese Körper bei der von mir empfohlenen Methode zu viel färben, erschien nicht wahrscheinlich, da die Bindung des Farbstoffes eine chemische, also exakte ist. Immerhin musste der Eventualität derartiger oder ähnlicher Einwände für die Folge vorgebeugt werden und es ist dies möglich durch Anwendung des Alizarins, eines Derivates des Anthracens. Dieser chemische Körper, nur adjektiv verwendbar, liefert durchaus echte, nicht mehr extrahirbare Färbungen, die mit ihm erzielten Resultate haben daher die Präsumption unbedingter Zuverlässigkeit für sich. Ich habe an anderer Stelle das Technische der Alizarinmethode genau beschrieben [1]), sodass ich mich hier damit nicht mehr aufzuhalten brauche und mich auf die Darstellung der gewonnenen Resultate beschränken kann.

Dem Curatorium der Gräfin Luise Bose-Stiftung der hiesigen Fakultät, welches mir durch ein Stipendium das Studium der Alizarine ermöglichte, sowie Herrn Professor H. Munk, in dessen Laboratorium ich einen Arbeitsplatz inne habe, statte ich hiermit meinen besten Dank ab.

Objekt für die Untersuchung bildete der Hoden von Salamandra maculosa und zwar aus den Monaten Juni, Juli und August, fixirt war das Material ausschliesslich in Flemming'scher Lösung, gefärbt wurden die Schnitte entweder mit Alizarin oder mit Fuchsin bez. Safranin im adjektiven Verfahren. Die Schnittdicke schwankte zwischen 7,5 und 5 μ; eine weitere Verdünnung ist, wie ich mich auf das Bestimmteste überzeugt habe, nicht bloss eine unnöthige Spielerei, sondern geradezu schädlich. Denn man zerschneidet dabei Zellen und Kerne derart, dass es ganz unmöglich ist, von dem Zusammenhange der Theile eine plastische Vorstellung zu gewinnen, und die letztere ist nothwendig, will man überhaupt zu einem Verständnisse gelangen. Die in jüngster Zeit vielfach geübte Verdünnung der

1) Rawitz, Die Verwendung der Alizarine und Alizarincyanine in der histiologischen Technik. Anatomischer Anzeiger Bd. XI, Nr. 10.

Schnitte bis zu 1 μ scheint mir gar keinen realen Werth zu haben. Wenn die betreffenden Autoren, welche 1 μ dicke Schnitte herstellen, in dieser Angabe nicht irren, dann begeben sie sich freiwillig der Möglichkeit, die Dinge in ihrem Zusammenhange zu sehen und laufen Gefahr, den durch Zerschneiden entstandenen Punkten und Strichen eine falsche Bedeutung beizulegen. So z. B. verwechselt Mann (Journal of Anatomy and Physiology Vol. 29) im Kern vorkommende Punkte, offenbar schräg geschnittene Lininfäden, mit Centrosomen. Eine Schnittdicke von in minimo 3 μ ist nur bei sehr kleinzelligen Organen zulässig, bei grosszelligen Objekten, wie der Salamanderhoden eines ist, erscheint mir ein Heruntergehen unter 5 μ geradezu widersinnig.

Bevor ich dazu verschreite, ausführlich meine Untersuchungsergebnisse mitzutheilen, will ich eine Erscheinung erwähnen, die ich im Junihoden ab und zu getroffen habe, der von vielen Forschern eine erhebliche Bedeutung beigemessen wird, der ich aber nach den Anschauungen, die ich gewonnen habe, für den Salamanderhoden wenigstens nur den Werth einer Curiosität vindiciren kann. Es ist dies das Auftreten von Sphären mit zwei Centrosomen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass beide Centrosomen durch Theilung aus einem ursprünglich einfach vorhandenen entstanden sind, denn man findet die Uebergänge. So trifft man Sphären, in denen das Centrosoma eine hantelförmige Figur darstellt, d. h. in der zwei durch eine breite Brücke mit einander verbundene kleine Centrosomen vorhanden sind. In anderen Sphären ist die verbindende Brücke sehr schmal, während die beiden Centrosomen umfangreicher als in dem vorigen Stadium sind. Und endlich findet man Sphären mit zwei von einander völlig getrennten Centrosomen (Taf. XI, Fig. 1). Die doppelten Centrosomen liegen in der sonst durchaus normal sich verhaltenden Sphäre entweder dicht in der Nähe des Kernes oder von ihm ab, entweder beide gleich weit vom Rande der Sphäre entfernt oder das eine dem Rande genähert das andere dagegen in der Mitte der Sphäre, oder endlich sie liegen beide am Sphärenrande. Ausnahmslos aber ist die Stellung der Centrosomen derartig, dass sie beide, wie dies Fig. 1, Taf. XI zeigt, gewissermaassen zum Kern sehen, nicht aber ist ihre Stellung etwa so,

dass das eine zwischen dem Kerne und dem anderen sich befindet. Gerade umgekehrt bildet Drüner[1]) in seiner Figur 1 die Lage der doppelten Centrosomen in den Hodenzellen von Salamandra ab, während seine Figur 3 mit der meinigen übereinstimmt. Welche Bedeutung dieser Erscheinung zukommt, die in anderen Zellen, Leukocyten etc., oft konstant zu finden ist, kann ich nicht sagen. Aber das dürfte aus den nachstehenden Auseinandersetzungen mit Deutlichkeit hervorgehen, dass die Zweitheilung des Centrosoma für die Theilung der Sphäre und somit der Zelle wenigstens bei den Spermatocyten des Salamanders von gar keinem maassgebenden Einflusse ist.

Indem ich mich nunmehr zum Thema meiner Arbeit wende, will ich vorausschicken, dass es mir angemessen erscheint, zunächst meine eigenen Untersuchungsergebnisse vorzuführen und dann erst dieselben in Beziehung zu setzen zu dem bereits Bekannten. Die Darstellung dürfte sich dadurch wesentlich vereinfachen und damit auch eine grössere Klarheit gewinnen.

In Präparaten vom Salamanderhoden, der von Thieren stammt, welche Mitte oder Ausgangs Juni eingefangen waren, kann man als erste Veränderung der Attraktionssphäre diejenige Erscheinung betrachten, die in Fig. 2, Taf. XI abgebildet ist. Man konstatirt ein Verhalten, das von dem der ruhenden Sphäre, wie ich es in meiner citirten Abhandlung (Taf. XXXIII, Fig. 2—4, l. c.) beschrieben und gezeichnet habe, und wie es auch im allgemeinen die Figur 1 auf der dieser Abhandlung beigegebenen Tafel XI erkennen lässt, ganz bedeutend abweicht. Die Sphäre nämlich ist sehr viel blasser gefärbt als gewöhnlich, ihr Umfang ist viel beträchtlicher, fast doppelt so gross geworden, ihr Kontur ist verschwommener als normal und zeigt nur hie und da, wo er an den concentrischen Hof der Zellsubstanz anstösst (cfr. hierüber meine frühere Abhandlung, dies Archiv Bd. 44), einige strichförmige Verdickungen (Taf. XI. Fig. 2 und 3 *a*). Die ganze Sphäre, welche im übrigen durchaus homogen ist, sieht aus wie gequollen. Den gleichen Eindruck macht das Centrosoma (Taf. XI, Fig. 2 und 3 *c*), das, in der Einzahl vorhanden, die doppelte Grösse wie das normale besitzt. Die Form der Attraktionssphäre ist nicht minder wie ihr

1) Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. 29.

Färbungsvermögen alterirt. Während in der Norm, d. h. in Zeiten der Zellruhe, die Sphäre als ein kreisrund begrenztes also kugeliges Gebilde sich darstellt, dessen Kontur nur an den Insertionsstellen des Mitoms etwas alterirt ist, erscheint sie auf diesem Stadium ganz unregelmässig gestaltet. Abgesehen davon, dass sie, wie bereits hervorgehoben, grösser ist als gewöhnlich, hat sie in der einen Zelle spindelige, in der anderen längliche Gestalt oder ist ganz unregelmässig konturirt. Die Verschiedenartigkeit dieser Gestaltveränderungen, als deren Folge das gequollene Aussehen zu betrachten ist, erweckt fast den Eindruck, als ob sie durch aktive, amöboide Bewegungen der Sphäre zu Stande gekommen wäre. Der concentrisch die Sphäre umgebende dichtere Zellsubstanzhof (Taf. XI, Fig. 2 und 3 *h*) schmiegt sich der Gestalt der Sphäre auch in diesem Stadium an.

Allmählich wird die Ausdehnung der Sphäre so stark, dass sich zunächst am Rande ein Stückchen von ihr loslöst. Dasselbe, innerhalb des concentrischen Hofes gelegen, bleibt in der Nähe der Sphäre, verdichtet aber durch Contraction seine Substanz und erscheint in Folge dessen intensiver als die Sphäre gefärbt (Taf. XI, Fig. 3 *x*). Dann löst sich ein zweites Stück los und endlich, als Endresultat des Prozesses, zerreisst die ganze Sphäre in einzelne Theile, die hier und da noch durch schmale Sphärenbrücken unter einander zusammenhängen, dann aber, im Bestreben die Kugelgestalt anzunehmen, sich völlig von einander trennen. Nach der Trennung verdichten sie ihre Substanz durch Contraction, färben sich daher intensiv (im Sinne der normalen Sphäre) und die Sphäre repräsentirt sich nunmehr als eine aus mehreren dicht nebeneinander gelagerten rundlichen Körpern bestehende Gruppe, welche von dem concentrischen Hofe der Zellsubstanz umschlossen wird (Taf. XI, Fig. 4—7 *a*).

Die ausgedehnten Sphären und diejenigen unter den zerfallenen, in denen die Theilstücke noch durch kleine Substanzbrücken zusammenhängen, sind nicht allzu häufig, doch bei einigermaassen aufmerksamem Suchen nicht zu übersehen. Die vollständig zerfallenen Sphären dagegen sind im Junihoden so zahlreich, dass sie das mikroskopische Bild sowohl in Alizarin- wie in adjektiv Anilinpräparaten geradezu beherrschen. Nur auf eine Fehlerquelle für die Beobachtung hat man dabei zu achten. Die

Hodenzellen aus diesem Monate enthalten nämlich ziemlich viel Fetttröpfchen, die sich bei der Fixirung in Flemming'scher Lösung stark geschwärzt haben. Da sie hauptsächlich auf der Sphäre lagern, so können sie sehr leicht zu Täuschungen Veranlassung geben, doch wird man, namentlich in Alizarinpräparaten, bei sehr genauem Zusehen die Fetttröpfchen von den Theilstücken unterscheiden können. Vielfach trifft man aber auch Zellen an, in denen die Fetttröpfchen nicht über der Sphäre liegen, und an diesen lassen sich naturgemäss die mitgetheilten Thatsachen einwandsfrei beobachten.

Die Stücke, in welche die Sphären zerfallen, sind nicht nothwendig von gleicher Grösse, wenn dies auch meistens der Fall ist (Taf. XI, Fig. 5—7 *a*); zuweilen sind einzelne Stücke sehr voluminös, messen mehr als 1 μ, während die anderen kaum den halben Durchmesser besitzen (Taf. XI, Fig. 4 *a*). Die Zahl der Stücke, in welche die Sphären zerfallen, ist keine konstante, sie schwankt zwischen 6 in minimo und 12 in maximo; die meisten Zellen haben eine in 9 (Taf. XI, Fig. 4 und 7 *a*) oder 10 Stücke (Taf. XI, Fig. 5 und 6 *a*) zerfallene Sphäre. Diese Theilstücke liegen sämmtlich in dem durch engere Maschen des Mitoms und demgemäss durch intensivere Färbung sich auszeichnenden, die Sphäre concentrisch umgebenden Hofe der Zellsubstanz (Taf. XI, Fig. 4 und 5 *h*).

Am merkwürdigsten und für die Beurtheilung der späteren Phasen am bedeutsamsten ist die Thatsache, dass es unter den Theilstücken, in welche die Sphäre zerfallen ist, nicht gelingt, das oder die Centrosomen zu unterscheiden. Die Färbung aller Theilstücke ist eine so durchaus gleichmässige, Grössendifferenzen erheblicher Art sind so äusserst selten vorhanden, dass die Centrosomen unter den Sphärenstücken in Folge jeglichen Mangels an charakteristischen Merkmalen völlig verschwinden. Auch da, wo die Sphäre in ungleich grosse Stücke zerfallen ist (Taf. XI, Fig. 4 *a*), können die kleineren unmöglich als Centrosomenabkömmlinge betrachtet werden; ein Blick auf die Figur 4 zeigt dies sofort.

Was die Lagerung der Sphäre in der Zellsubstanz anlangt, so ist hierin eine Abweichung von der Norm zu konstatiren. Wie ich in meiner früheren Abhandlung (dies Archiv Bd. 44) nachgewiesen habe, liegt während der vollen Zellruhe die Sphäre in

den einen Zellen in der Nähe des Kernes, in den anderen von diesem weit ab. Hier, wo mit dem Sphärenzerfall die Zelltheilung sich einleitet, findet man nur sehr selten die Sphären fern vom Kern gelegen, in den allermeisten Fällen vielmehr sind dieselben der Kernmembran genähert, und zwar mit der Maassgabe, dass nicht die Sphäre selbst oder eines ihrer Theilstücke, sondern der die Sphäre umhüllende dichtere Zellsubstanzhof der Kernmembran dicht anliegt (Taf. XI, Fig. 4 *b* und 7 *a*). Es scheint, wie aus der Vergleichung der Figuren 2 und 3 mit Figur 4 (Taf. XI) hervorgeht, die Annäherung der Sphäre mit ihrem Zellsubstanzhofe an die Kernmembran während der Einleitung des Zerfalls sich zu vollziehen, sodass nach Beendigung des letzteren auch die Anlagerung beendet ist.

Für die Erkennung dieser Verhältnisse — das möchte ich hier auch gleich für die folgende Schilderung bemerken — hat man zu beachten, dass nur solche Zellen in Betracht kommen können, deren Sphären in ihrer vollen Ausdehnung in den Schnitt gefallen sind, während Zellen, die nur Theile der Sphäre enthalten, nur dann berücksichtigt werden dürfen, wenn eine Reconstruction durch Betrachtung der aufeinander folgenden Schnitte leicht und sicher ausführbar ist. Das Gleiche gilt für das Verhältniss der Sphäre zum Kern, die beide nicht immer (cfr. Fig. 4 und 5, Taf. XI) im selben Schnitte vorhanden sind.

Während der ganzen Zeit, die vergeht von dem ersten Sichtbarwerden einer Ausdehnung der Sphäre (amöboide Bewegung derselben) bis zu ihrem vollendeten Zerfall, zeigt der Kern vollkommene Ruhe. D. h., man sieht im Kerne ungleichgrosse, unregelmässig vertheilte Chromatinbrocken, die untereinander durch die Lininfäden verbunden sind und durch diese an die Kernmembran geheftet werden (Taf. XI, Fig. 2—4). Erst wenn die Sphäre vollständig zerfallen ist, beginnt auch im Kerne eine Veränderung aufzutreten, die jetzt näher betrachtet werden soll. Man sieht nämlich, dass die Bildung der Chromosomen durch Aneinanderreihung der Chromatinbrocken sich einleitet, und ferner, dass die ersten Chromosomen ausnahmslos in der nächsten Nachbarschaft der zerfallenen Sphäre sich finden und gegen diese hin konvergiren (Taf. XI, Fig. 6 *ch*). Die Zahl der entstehenden Chromosomen ist zuerst eine kleine, sie schwankt zwischen 3 und 6, die Grösse der-

selben ist auf diesem Stadium eine geringe, denn sie erreichen knapp den dritten Theil der Länge des Kerndurchmessers; ihr Kontur ist rauh, an die Rauhigkeiten inseriren sich die Lininfäden. Mit der Konvergenz der ersten Chromosomen, die gelegentlich bis fast zur gegenseitigen Berührung ausgeprägt sein kann, geht eine Annäherung derselben an die Kernmembran einher, an welche sie anstossen, sodass sie von dem Zellsubstanzhofe der Sphäre nur durch die dünne Kernmembran getrennt sind (Taf. XI, Fig. 6 *ch*). Es ist diese letztere Thatsache um so interessanter und wichtiger, weil während der Kernruhe die Chromatinbrocken fast ausnahmslos von der Kernmembran entfernt sind (Taf. XI, Fig. 1—4). Wenn man objektiv die geschilderten Bilder betrachtet (Taf. XI, Fig. 6), die man in allen Schnitten aus dem Junihoden (Mitte und Ende des Monats eingefangen) wiederfindet, so drängt sich einem die Ansicht auf, dass die zerfallene Sphäre mit ihrem Hofe die Chromosomen zu sich heranzieht, also ihren Namen „Attraktionssphäre" mit vollem Recht trägt, und dass vielleicht der Impuls zur Bildung der Chromosomen, d. h. zur strangförmigen Aneinanderreihung der Chromatinbrocken, von der Sphäre ausgeht.

Die Konvergenz der Chromosomen ist ein so frappantes Bild, das Hinstreben (sit venia verba) derselben zur Sphäre so augenfällig, dass man, wenn man erst einmal auf dieses Verhältniss aufmerksam geworden ist, es schon bei mittelstarker Vergrösserung auffinden kann und dass ferner der Eindruck eines aktiven Ziehens seitens der Sphäre und eines passiven Gezogenwerdens der Chromosomen sich gar nicht abweisen lässt.

Die Gestalt der Kerne mit konvergirenden Chromosomen ist dieselbe wie die der ruhenden, also eine kugelige. Ein dellenförmiger Eindruck an der Stelle, gegen welche hin die Konvergenz stattfindet, die an das Rabl'sche Polfeld erinnern würde, ist niemals vorhanden.

Der von der Sphäre abgewendete Theil des Kernes zeigt noch die unregelmässig durcheinander liegenden Chromatinbrocken.

In seltenen Fällen trifft man im Junihoden Zellen an, in welchen die zerfallene Sphäre unverändert geblieben ist (Taf. XI, Fig. 7 *a*), während die Chromosomenbildung fast bis zum dichten Spirem vorgeschritten ist (Taf. XI, Fig. 7 *ch*). Die Schleifen der Chromosomen, die jetzt eine Konvergenz nicht mehr zeigen

und sehr viel zahlreicher geworden sind, liegen ziemlich dicht und haben das seit Flemming's grundlegenden Arbeiten als für dieses Stadium charakteristisch bekannte Aussehen. Nicht ohne einiges pikantes Interesse ist die Thatsache, dass, wenn die offenen Schenkel der Schleifen der Sphäre zugewandt sind, sie die Kernmembran berühren, dass dagegen die gebogenen Theile der Schleifen stets von der Kernmembran mehr oder weniger weit entfernt bleiben und an dieselbe durch Lininfäden geheftet werden.

Doch, wie gesagt, sind Zellen, welche Derartiges zeigen, im Junihoden, wenigstens in dem von mir untersuchten Materiale, nur selten zu finden; man muss daher, will man die weiteren Schicksale der Sphäre und des Kernes kennen lernen, Julihoden vornehmen.

In dem Materiale, das aus dem Anfange dieses Monates stammt, trifft man zunächst in Massen Zellen mit zerfallenen Sphären und ruhenden Kernen und ferner Zellen mit Kernen mit beginnender Chromosomenbildung an. Man kann demnach hier das im Junihoden Beobachtete mit Leichtigkeit bestätigen. Die initialen Stadien des Sphärenzerfalles allerdings habe ich im Julihoden nicht gefunden.

Von dem, was in dem Julimaterial Neues zu erkennen ist, interessirt vor allem das Schicksal der zerfallenen Attraktionssphäre.

Als nächste Veränderung haben wir eine Längsstreckung des die Sphäre umgebenden Zellsubstanzhofes zu betrachten. Während die Sphärentheile ihre kreisförmige Anordnung bewahren, nimmt der Hof eine ovale Gestalt an und stellt sich dabei so, dass die Enden des Ovals an die Grenzen der Zelle anstossen und dieses sich seiner Länge nach dem Kern anlegt: also tangential zu diesem orientirt. Die Fäden des Zellsubstanzhofes, welche wie die Fäden des übrigen Mitoms in der Ruhe netzartig verbunden sind, zeigen in diesem Stadium eine solche netzartige Anordnung nicht mehr, sondern es besteht vielmehr der Hof aus parallel geordneten, an den beiden Enden des Ovals umgebogenen, feinen Fäden, welche in sich geschlossene, also nirgends unterbrochene Ovale bilden. Stellenweise stehen diese Fäden noch mit den Lininfäden in Verbindung, doch ist letztere nicht mehr so deutlich zu sehen, wie in der Ruhe, sodass hier ein Irrthum meinerseits nicht ausgeschlossen ist.

Jetzt beginnt eine Umlagerung der Theile der Sphäre und zwar derart, dass sich dieselben in eine Reihe nebeneinander anordnen, welche mit der Längsaxe des Ovals identisch ist (Taf. XI, Fig. 8 *a*, *s*). Nicht alle Sphärentheile rücken sofort in die Reihe ein, anfänglich bleiben noch einige seitwärts liegen (Taf. XI, Fig. 8 *a*), bis auch diese der allgemeinen Umgruppirung folgen. Zu gleicher Zeit wird das fädige Oval des Hofes in der Mitte aufgetrieben, während es an den beiden Enden in Spitzen sich auszieht, das ganze Gebilde bekommt daher Spindelgestalt, in deren Spitzen je ein Theil der zerfallenen Sphäre gelegen ist. So ist extranucleär eine Spindel entstanden, deren fädiger Theil aus dem die Sphäre umgebenden Zellsubstanzhofe stammt, in deren Spitzen als Polkörperchen Sphärentheile gelegen sind, über deren Abkunft aus der Sphäre kein Zweifel sein kann, während die Möglichkeit ihrer Herkunft von den Centrosomen nicht zu beweisen und nicht zu bestreiten ist. Ist die Spindelbildung beendet, dann zeigt auch, wenn auch nicht immer (Taf. XI, Fig. 8 *ch*), der Kern dichtes Spirem.

Während die bei der Reihenanordnung in die Spitzen der Spindel gelangten Sphärentheile zu den bekannten Polkörperchen sich abrunden (Taf. XI, Fig. 9, 10 und 11 *p*), werden die in der Axe der Spindel gelegenen Reste der Sphäre allmählich für die Spindel aufgebraucht (Taf. XI, Fig. 9, 10 und 11 *a*). Denn anders kann ich die Thatsache nicht deuten, dass nach und nach die axial gelegenen Sphärenreste immer schwächer werden, bis sie schliesslich ganz verschwinden. Die extranucleär gelegene Spindel scheint auch einen Theil der übrigen Zellsubstanz in sich aufzunehmen, denn das Gefüge der letzteren wird immer lockerer.

Im Kern entwickelt sich aus dem dichten der lockere Knäuel, ohne dass dabei das Auftreten eines Polfeldes statt hat, und ist dieser völlig ausgebildet, dann sind bis auf die Polkörperchen die Sphärentheile tinctoriell nicht mehr nachweisbar. Auf dem Stadium des lockeren Knäuels hat die extranucleäre Spindel keine Polstrahlungen. Aber unmittelbar auf dasselbe folgt das Stadium, welches durch die Untersuchungen Hermann's[1]) be-

1) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Dies Archiv Bd. 37, Taf. XXXI, Fig. 7.

kannt ist und dessen Charakteristicum darin besteht, dass, abgesehen von den Veränderungen, welche der Kern zeigt, von den Polkörperchen mächtige Strahlungen zum Kerne hingehen, die sich theilweise kreuzen (Taf. XI, Fig. 12). Zellen mit lockerem Knäuel und die Hermann'schen Figuren habe ich am besten in einem Hodenmaterial ausgeprägt gefunden, das von Anfang August gefangenen Thieren stammte.

Die weiteren Veränderungen nach Ausbildung der Spindel sowie die etwaige Rekonstruirung der Sphäre nach beendeter Theilung, bez. ob bei der Spermatogenese in den sich umwandelnden Zellen eine Sphäre sich rekonstruirt oder ein Sphärenrest erhalten bleibt, habe ich nicht mehr untersucht. Ob die etwaige Rekonstruirung der Sphäre hier so verläuft, wie die der Sphäre der Spermatogonien, welche erst kürzlich von Meves[1]) ganz ausgezeichnet beschrieben wurde: das zu erforschen lag ebenso wenig im Plane der Arbeit, wie das Studium der auf die Hermann'sche Figur folgenden Veränderungen, da letztere ausschliesslich an den Kernsubstanzen sich abspielen.

Das sind die Thatsachen, die an einem Materiale zu beobachten waren, das in Flemming'scher Lösung fixirt und nach Zerlegung in Schnitte entweder adjektiv mit basischen Anilinen oder mit Alizarin gefärbt wurde.

Indem ich nunmehr dazu übergehe, meine Angaben mit denen anderer Forscher in Beziehung zu setzen, habe ich zunächst eine kleine Differenz zu erwähnen, die zwischen vom Rath und mir existirt. vom Rath[2]) giebt nämlich an, dass bei Salamandra die Monate Juni und Juli von besonderer Wichtigkeit für das Studium der Spermatogenese seien, da „um diese Zeit eine überaus rege Zellvermehrung stattfindet" (pg. 99). Diese Angabe kann ich theils bestätigen, theils muss ich sie bestreiten. Wohl findet man im Juni- und Julihoden bei Salamandra zahlreiche Mitosen, namentlich in den peripher im Organ gelegenen Cysten, aber diese Mitosen betreffen fast ausschliesslich die Sperma-

1) Meves, Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphären in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Dies Archiv Bd. 44.

2) vom Rath, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. 57, pg. 97—185.

togonien. Sie leiten also die Spermatogenese ein, haben aber mit dieser direkt noch nichts zu thun. Die Spermatocyten dagegen, jene Zellgeneration, auf welche sich meine in meiner ersten Abhandlung (dies Archiv Bd. 44) und die hier gemachten Angaben beziehen, zeigen nichts von Theilung oder doch nur in so spärlichem Maasse, dass die Zahl der Mitosen der der ruhenden Zellen ganz ausserordentlich nachsteht. Beziehen sich also die Angaben von vom Rath auf die Spermatogonien, dann kann ich sie bestätigen, sollen sie dagegen für die Spermatocyten gelten, so muss ich sie bestreiten. Gerade der Mangel an eigentlichen Mitosen, d. h. an ausgeprägt karyokinetischen Bildern, sowie die Langsamkeit, mit welcher der Zelltheilungsprocess sich einleitet, machen Junimaterial so werthvoll, denn in Folge davon ist es möglich, die ersten, die Theilung vorbereitenden Vorgänge mit Deutlichkeit zu beobachten. Material von Ende Juli und Anfang August zeigt dagegen eine überaus lebhafte Zelltheilung und Spermatogenese.

Die Veränderungen, welche an der Attraktionssphäre zu konstatiren sind, wurden, soweit ich sehe, bisher noch nicht beobachtet, namentlich ist der Zerfall der Sphäre, der auf eine durch amöboide Bewegung herbeigeführte Vergrösserung folgt, der Aufmerksamkeit der früheren Forscher vollständig entgangen. Denn die Angaben von Meves[1]) über die Veränderungen der Attraktionssphäre der Spermatogonien von Salamandra, die in einer höckerigen Zerklüftung und einem darauf folgenden Zerfall in einzelne Theilstücke bestehen, können hier darum nicht in Betracht kommen, so ähnlich sie den von mir beschriebenen Veränderungen sind, weil der Sphärenzerfall in den Spermatogonien zu einer Art Winterruhe führt, während der Sphärenzerfall hier die Zelltheilung einleitet. Und ebenso finde ich nirgends eine Mittheilung darüber, dass die Bewegungen der chromatischen Substanz des Kernes damit beginnen, dass die ersten Chromosomen in der nächsten Nachbarschaft der zerfallenen Sphäre entstehen und gegen diese hin, gelegentlich bis zur gegenseitigen Berührung, konvergiren. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich dieses positiv Neue, was durch meine Beobachtungen festgestellt ist, als ein Resultat der von mir geübten Technik des

1) Meves, Dies Archiv Bd. 44.

Färbens betrachte und darauf fussend behaupte, dass durch die Aufzeigung dieses Neuen sich meine Methodik der bisher üblichen überlegen gezeigt hat. Ich kann nur wiederholen, was ich in der Arbeit über die Attraktionssphäre der ruhenden Hodenzelle (dies Archiv Bd. 44) und in der über die Lymphdrüsenzellen von Macacus cynomolgus (dies Archiv Bd. 45) ausgesprochen habe, dass die Exaktheit, mit welcher bei adjektiver Verwendung der basischen Aniline die Sphären zu färben sind, eine sichere Gewähr für die Zuverlässigkeit der Resultate giebt. Da nun ausserdem bei Anwendung des Alizarins, welches wirklich echte Färbungen liefert, bei denen nichts mehr durch Alkohol extrahirt wird, die mit den Anilinen zu erkennenden Einzelheiten in jeder Beziehung sich bestätigen lassen, so halte ich die von mir als Thatsachen mitgetheilten Beobachtungen für bewiesen. Wenigstens auf so lange, bis am selben Material mit derselben oder einer besseren Technik der Nachweis erbracht ist, dass ich Unrecht habe.

In einem anscheinend nicht geringen Gegensatze steht das, was ich über die Entstehung der achromatischen Spindel zu eruiren vermochte, zu demjenigen, was man seit Hermann's[1]) grundlegender Arbeit hierüber angenommen hat. Die extranucleäre Bildung der Spindel, die von Hermann und von Flemming[2]) für propagatorische und somatische Zellen nachgewiesen wurde, konnte ich voll bestätigen und ebenso konnte ich in Uebereinstimmung mit Hermann zeigen, dass zunächst die Spindel vorhanden ist und dann erst die Polstrahlungen auftreten. Aber in allen anderen Punkten scheint eine grosse Differenz zwischen meinen Angaben und denen Hermann's vorhanden zu sein, während ein direkter Vergleich meiner Resultate mit denen Flemming's unzulässig ist, da letzterer Autor nicht Hoden- sondern Körperzellen untersucht hat.

Nach Hermann leitet die Theilung der Zelle durch eine Theilung des Centrosoma sich ein, dann zeigt sich zwischen den Centrosomen eine verbindende „lichte Brücke", die allmählich zur Spindel „heranwächst". (Auch Flemming spricht von einem Wachsen der Spindel.) Der Kern befindet sich bei diesem Vor-

1) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Dies Archiv Bd. 37.

2) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Dies Archiv Bd. 37.

gange (Entstehung der Spindel) auf dem Spiremstadium und „die Längstheilung der einzelnen Kernfäden beginnt“ (l. c. pg. 572). Von einem Sphärenzerfall meldet Hermann nichts, während ich von einer Theilung des Centrosoma und einem Auseinanderrücken der Theilprodukte nichts gesehen habe. Nach Hermann wächst die extranucleär auftretende Spindelanlage heran, während dieselbe, wie meine Beobachtungen lehren, von Anfang an die definitive Grösse hat. Bei Hermann ereignet sich all das während des Spiremstadium des Kernes, die Kernveränderung geht also der Sphärenveränderung voraus, während nach meinen Beobachtungen gerade umgekehrt zunächst die Veränderung an der Sphäre — der Zerfall — eintritt und dann erst die Chromosomenbildung beginnt.

Vielleicht dürfte die Differenz theilweise auf die verschiedenen Untersuchungsmethoden zurückführbar sein. Hermann hat bekanntlich das mit seinem Gemisch (Platinchloridosmiumessigsäure) fixirte Material mit Holzessig nachbehandelt. Ich habe diese Methode, die eine Nachfolgerin der Mährenthal'schen war, gleich nach ihrer Veröffentlichung nachgeprüft und mich überzeugt, dass die unter dem Einflusse des Holzessigs erfolgende ausgiebige Reduktion der Osmiumsäure sehr leicht zu Irrthümern führen kann. Es werden Fetttröpfchen und anderer körniger Zellinhalt so intensiv geschwärzt, dass viele Struktureigenthümlichkeiten dadurch verdeckt und nicht vorhandene als existirend vorgetäuscht werden können. Und hinwiederum bleibt Vieles ungefärbt, was mit anderen Methoden gut sichtbar zu machen ist, so namentlich die ruhende Sphäre, von welcher Hermann keine richtigen Bilder giebt, wie man aus dem Vergleiche seiner Figur 1 (l. c. Taf. XXXI) mit meinen Figuren (dies Archiv Bd. 44) und denen von Meves (ibidem) erkennt.

Die Hauptursache aber für die verschiedenen Angaben von Hermann und mir liegt meines Erachtens darin, dass wir nicht dieselben Zellen untersucht haben. Hermann hat Hodenmaterial von Ende Juli und Anfang August verarbeitet, während das für meine Befunde maassgebende Junimaterial ihm nicht zur Verfügung stand. Ende Juli und Anfang August treffe ich in meinen Präparaten die bekannte Hermann'sche Figur (Taf. XI Fig. 12), aber nicht mehr den Sphärenzerfall, der nur Anfangs Juli noch häufig ist. Nun ist es sehr wohl möglich, dass, wenn die Thei-

lung der Zellen erfolgt ist, in welchen die Vorgänge, wie ich sie geschildert, abgelaufen sind, in der nächsten Zellengeneration die Sphärentheilung ein schnelleres Tempo einschlägt, wobei die Einzelheiten weniger deutlich hervortreten. Und ausserdem brauchen auch in der von Hermann untersuchten Zellgeneration, von welcher ab und weil mit ihr die beschleunigte, zur Spermatogenese führende Zelltheilung einsetzt, die Sphären nach der vorauf gegangenen Theilung sich gar nicht zum ursprünglichen Umfange rekonstruirt zu haben, sodass also an ihnen auch nicht alle Prozesse der früheren Generation ablaufen. Ich nehme daher an, dass Hermann erst die auf die von mir behandelte folgende Zellgeneration bearbeitet hat — wenn auch damit seine eigene Angabe in Widerspruch zu sein scheint — und dass so durch die Verschiedenartigkeit des Materials die Differenz der Resultate ihre Erklärung findet.

So wird ein anscheinend fundamentaler Widerspruch aufgelöst und es erwächst sogar die Möglichkeit, den einen Prozess aus dem anderen abzuleiten. Es würden die von Hermann beschriebenen Vorgänge den von mir geschilderten nachfolgen und die letzteren in gedrängter Uebersicht wiederholen. Ob allerdings, was hier als möglich angenommen wurde, auch wirklich ist, das müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Viel beträchtlicher sind die Differenzen zwischen meinen Angaben und denen, welche Drüner in seinen „Studien über den Mechanismus der Zelltheilung“ gemacht hat[1]). Es ist mir nicht ganz leicht gefallen, diesem Autor zu folgen, weil sich in seiner Darstellung thatsächliche Beobachtungen und Raisonnement fast unentwirrbar mit einander mischen. Oft war ich zweifelhaft, ob das, was Drüner vorbrachte, Beobachtung oder Spekulation war. Drüner nimmt, um auf die für das hier behandelte Thema interessirenden Einzelheiten einzugehen, an den Sphären der von ihm untersuchten Spermatogonien eine „Sphärenhülle“ an. Ob Drüner damit dasselbe meint wie Meves[2]) mit seiner Sphärenmembran, das ist mir nicht klar geworden. Wenn ferner Drüner sagt (pg. 291/92): „Die Sphärenhülle ist gesprengt und liegt in um-

1) Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 29.

2) Meves, Dies Archiv Bd. 44.

regelmässigen Fetzen den nun von einer sehr deutlichen Strahlung umgebenen und weiter auseinander gerückten Centrosomen an. Im weiteren Verlaufe zerfallen diese Reste der Sphärenhülle weiter und sind bald nicht mehr nachzuweisen", so ist davon in rationell gefärbten Präparaten von Hodenzellen des Salamanders nichts vorhanden, auch nicht in den Spermatogonien. Allerdings bezweifele ich nicht im geringsten, dass Drüner, was er beschreibt, auch gesehen hat; aber seine Präparate zeigten ihm nicht die natürlichen Verhältnisse, sondern gaben Bilder, deren Einzelheiten in Folge der von Drüner angewandten irrationellen Färbetechnik unkontrolirbar geworden waren.

Drüner färbte sein Material nämlich nach der von Rudolf Heidenhain angegebenen Methode mit einem Hämatoxylinchromlack. Dieser Lack hat vor den Hämatoxylineisenlacken den ausserordentlichen Vorzug voraus, dass er echte Färbungen giebt. Sind die Präparate in der von R. Heidenhain vorgeschriebenen Weise gefärbt, dann heben sich die einzelnen Zelltheile durch feine Nüancirungen des Farbentones auf das Schönste von einander ab. Man braucht nichts mehr mit dem Materiale vorzunehmen, vor allen Dingen hat man nicht nöthig, wie bei den Hämatoxylineisenlacken, durch Säuren eine sogenannte „Differenzirung" herbeizuführen. Drüner aber, in völliger Verkennung des tinctorialen Prinzipes des Hämatoxylinchromlackes, setzt auf den Lack noch eine Safraninfärbung und extrahirt mit Salzsäure. Schon durch das Safranin ist das Hämatoxylin aus einzelnen Theilen ausgetrieben worden, durch die nachfolgende Salzsäureextraktion wird aber nicht bloss Safranin entfernt, sondern es tritt auch noch eine Entfärbung vorher mit Hämatoxylin gefärbter Theile ein. Welchen Grad diese Entfärbung annimmt und an welchen Teilen sie vorzugsweise stattfindet, darüber giebt Drüner keinen Aufschluss, weil er keine Vergleichungen der Resultate, die er durch den gewöhnlichen Hämatoxylinchromlack erhalten, mit denen angestellt hat, die ihm die Safraninnachfärbung lieferte. Darum ist es nicht zuviel gesagt, dass die Drüner'sche Methode ganz unkontrolirbare Bilder liefern muss; Theile der Zelle können und werden ganz oder halb entfärbt sein, die bei rationeller Behandlung tingirt gebliebenen wären. Deswegen, glaube ich, muss man die Angaben Drüner's über die Attraktionssphäre

und die Centrosomen, weil sie durch eine unzuverlässige Methode gewonnen wurden, mit grosser Vorsicht aufnehmen. Ich bin dieser Ansicht um so mehr, als seine Resultate über die Theilung der Sphäre in keinem Punkte mit meinen Resultaten sich vereinigen lassen. Der thatsächliche Widerspruch zwischen unseren beiden Angaben ist viel beträchtlicher als der scheinbare zwischen meinen Angaben und denen Hermann's und lässt sich auch in keiner Weise lösen.

Wenn Drüner sagt, dass die Zellen während der Ruhe zwei Centrosomen haben (l. c. pg. 291), so trifft das nach den Untersuchungen von Meves und mir nicht zu. Pg. 292 heisst es: „Während der Prophasen rücken die beiden Centrosomen auseinander und man bemerkt um jedes schon innerhalb der Sphärenhülle eine feine Strahlung." Und pg. 292: „Die von einer nach allen Seiten ziemlich gleichmässig entwickelten Strahlung umgebenen Centrosomen liegen nun schon in einer erheblichen Entfernung von einander, aber noch immer ist keine Spur einer Centralspindelanlage vorhanden." Wie gesagt, ich finde auch an Spermatogonien nichts von dem wieder, was Drüner beschreibt, dessen Resultate lediglich der unrichtigen Färbungsmethode und vielleicht auch dem Fixirungsmittel zu verdanken sind. Denn Sublimat, welches Drüner benutzte, ist nach meinen Erfahrungen für die Hodenzellen von Salamandra, weil es viel Kunstprodukte macht, ganz ungeeignet[1]).

Ich halte daher die auf Sphären und Centrosomen bezüglichen Angaben Drüner's für irrig, denn, und hierin stimme ich Martin Heidenhain[2]) vollkommen zu, eine solche Differenz zwischen Spermatogonien und Spermatocyten kann nicht vorkommen, ist wenigstens sehr unwahrscheinlich[3]).

1) Zu den Kunstprodukten rechne ich den von Drüner mit frappanter Deutlichkeit gezeichneten strahligen Bau der Zellsubstanz. Weder von den feinen radiär den Zellkörper durchsetzenden Protoplasmafäden noch von den Mikrosomen ist in Flemming-Präparaten auch nur eine Andeutung zu sehen.

2) Martin Heidenhain, Cytomechanische Studien. Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd. 1. 1895.

3) Eine eigenartige Arbeit, mit der ich nicht viel anzufangen weiss, ist die jüngst von Georg Niessing unter dem Titel „Zellenstudien" im ersten Hefte des 46. Bandes dieses Archivs veröffentlichte (pg. 147—168). Der Autor trägt zunächst seine Auffassungen über

Als eines der wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen betrachte ich den Nachweis, dass die Polkörperchen in der Centralspindel der Hodenzellen von Salamandra maculosa nicht mit unbedingter Sicherheit von den Centrosomen abgeleitet werden können. Nach der oben gegebenen Schilderung, welche, wie ich wiederholt hervorheben will, an Junimaterial gewonnen wurde, rückt je ein Theilstück der zerfallenen Attraktionssphäre in je einen Pol der sich bildenden Spindel. Ob aber diese zu den Polkörperchen werdenden Sphärentheile von den Centrosomen abstammen, dafür ist an Präparaten, wie ich sie gefärbt habe, kein Beweis zu erbringen. Hierdurch habe ich mich in Gegensatz gebracht zu allen bisherigen Angaben und Annahmen, denn wohl die meisten wenn nicht alle Autoren nehmen an, dass die Theilung der Centrosomen die Theilung der Zelle einleitet. Täusche ich mich nicht, so ist der Gegensatz wesentlich bedingt durch die verschiedene Technik des Färbens. Was hierüber zu sagen ist, ist ausführlich in meiner Arbeit über die Attraktionssphäre der ruhenden Hodenzelle von Salamandra und in der über die Lymphdrüsenzellen von Macacus cynomolgus[1]) auseinander gesetzt.

Zellstrukturen, von denen man nicht weiss, wie er zu ihnen kommt, beinahe in der Form gnostischer Weisheit vor und polemisirt dann fast in der ganzen „Arbeit“ in absprechendem Tone gegen Martin Heidenhain, wozu er auf Grund seiner „Zellenstudien“ gar keine Berechtigung hat. Der Autor bestreitet ferner die Angabe Hermann's, die ich hier für die von mir untersuchte Zellgeneration bestätigt habe, dass die Polstrahlung erst nach der Ausbildung der Centralspindel entstehe, meint vielmehr, dass sich die Verbindung der Centrosomen mit den Chromosomen vor Auftreten der Centralspindel zeigen lasse, aber: er zeigt eine solche Verbindung nicht, er bleibt den Beweis für seine Behauptung schuldig. Mir gegenüber bestreitet er die Richtigkeit meiner Angaben über die Homogenität der Attraktionssphäre, ohne jedoch meine Methode nachgeprüft zu haben. Ob die Arbeit von Niessing nur eine vorläufige Mittheilung sein soll, weiss ich nicht, möchte es aber fast annehmen, weil er in ermüdender Weise wiederholt auf spätere Veröffentlichungen hinweist. Auf jeden Fall ist dem Autor aber anzurathen, sich etwas mehr in seinen Gegenstand zu vertiefen, etwas weniger flüchtig zu beobachten als er es bei dieser Publikation gethan und etwas weniger unmotivirt über die Leistungen Anderer abzuurtheilen.

1) Rawitz, Dies Archiv Bd. 44 und 45.

Dennoch glaube ich noch einmal in eine kurze meritorische Discussion über Sphäre und Centrosoma eintreten zu sollen, und zwar mit Rücksicht auf eine kürzlich erschienene Abhandlung von Boveri: „Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies[1])."

Für Boveri ist, wie für die meisten Autoren das Centrosoma das Constante, die Attraktionssphäre das Inconstante. Dabei aber fasst er das eine Mal den Begriff des Centrosoma enger, das andere Mal weiter. Auf pg. 9 der citirten Abhandlung, während der Schilderung seiner Untersuchungen, die er zur Controle der Fol'schen Angaben über die Centrenquadrille angestellt hat, giebt er an, dass er „distincte Centrosomen" in den Strahlencentris des Seeigeleies nicht nachweisen konnte. Und auf pg. 59 in seiner Polemik gegen Martin Heidenhain heisst es: „Centrosom kann eben nur die ganze grosse Kugel sammt allen unter Umständen in derselben vorhandenen Differenzirungen sein." (Unter Kugel ist dasselbe wie unter Strahlencentrum zu verstehen.) Das eine Mal also sucht Boveri ein Centrosoma von der Grösse, wie sie alle übrigen Autoren seit van Beneden für dies Gebilde annehmen, Boveri erkennt damit implicite die Richtigkeit der bisher gemachten Grössenangaben an. Das zweite Mal ist für ihn Centrosoma ein Gebilde, das alle übrigen Forscher bisher als Sphäre betrachtet haben. Und zwar nennt er die Kugel lediglich deswegen ein Centrosoma, weil er in ihr keine Differenzirungen finden konnte (wahrscheinlich war aus dem Hämatoxylinlack alles Differente herausdifferenzirt worden). Hier liegt meines Erachtens ein entschiedener Widerspruch vor, denn das Boveri'sche Centrosoma des Seeigeleies ist gleichwerthig einer Attraktionssphäre plus dem Centrosoma der neueren Autoren oder, beim Ei, der van Beneden'schen Markzone plus dem Centrosoma. Es erscheint mir daher ganz willkürlich, wenn Boveri auf diese Riesengebilde den Begriff Centrosoma anwendet; mit demselben oder vielmehr mit besserem Rechte könnte man ein solches Gebilde als eine Attraktionssphäre ohne Centrosoma bezeichnen. Wie ich schon in meiner

1) Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. XXIX. Bd. Nr. 1. 1895.

Arbeit über die Lymphdrüsenzellen von Macacus cynomolgus (dies Archiv, Bd. 45) ausgeführt habe, erscheint mir dieses Festhalten am Begriffe Centrosoma und dieses Sichsträuben gegen den Begriff Attraktionssphäre ganz verfehlt. Die Prävalenz des Centrosoma ist meines Erachtens nur eine tinctoriale, keine reale. Allerdings, das gebe ich Boveri in gewissem Grade zu, richtig ist: „dass der Ausdruck Attraktionssphäre in seiner ursprünglichen Bedeutung als allgemein anwendbarer Terminus unhaltbar ist" (pg. 35). Aber eben nur in seiner ursprünglichen Bedeutung. van Beneden hat den Begriff zu weit gefasst, das, was er als Rindenzone bezeichnet, gehört nicht mehr zur Attraktionssphäre. Wenn Lenhossék[1]) sagt: „unsere Centralscheibe, also die Sphäre der neueren Autoren, entspricht demnach nicht der ganzen Attraktionssphäre van Beneden's, sondern nur deren Markschicht" (l. c. pg. 363), so stimme ich dem vollkommen zu. Aber was beweist das gegen die Existenz einer Sphäre und die Anwendbarkeit des Begriffes? Die van Beneden'sche Attraktionssphäre ist doch kein Dogma, an dem nicht gerüttelt werden darf, sondern ein morphologischer Begriff, welchem bis zur endgiltigen Feststellung seines Umfanges eine gewisse physiologische Dehnbarkeit innewohnen muss, der zufolge er sich der Verbreiterung und Vertiefung unserer Erkenntniss anpassen kann. Ob man den von mir bei den Hodenzellen des Salamanders beschriebenen, die Sphäre concentrisch umgebenden Zellsubstanzhof oder den bei den Spinalganglienzellen des Frosches von Lenhossék gefundenen „grossen Protoplasmakörper" als Rindenzone im Sinne van Beneden's oder als Archiplasma[2]) im Sinne Boveri's ansehen will, ist ganz gleichgiltig. Genug, dass diese „Rindenzone", wie die die Zelltheilung einleitenden ersten Vorgänge lehren, nicht mehr zur Sphäre gehört.

Meiner Auffassung nach ist der Begriff der Attraktions-

1) M. v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Dies Archiv Bd. 46.

2) Boveri spricht von Archoplasma. Aber selbst wenn man das Wort, wie Boveri thut, von ἄρχων ableitet, muss es in der Zusammensetzung, wie mich ein hervorragender Philologe belehrte und worauf, wenn ich nicht irre, bereits Benda aufmerksam gemacht hat, Archiplasma heissen. Archoplasma, mit einem o, würde auf eine Zusammensetzung mit ἀρχός, der After, hinweisen.

sphäre, wie ich in meinen wiederholt citirten beiden Arbeiten gezeigt habe und wie auch die Abhandlungen von Meves [1]) und Lenhossék (l. c.) lehren, ein in jeder Beziehung berechtigter, wenn er auch gegen die ursprüngliche Fassung eingeengt werden muss. Morphologisch ist eine Attraktionssphäre ein gut charakterisirtes Gebilde (cfr. Meves', Lenhossék's und meine Arbeiten) und daher wird dieselbe wohl auch eine physiologische Bedeutung haben. Einen Beweis für die letztere liefern die vorstehend mitgetheilten Untersuchungen.

Aber auch den Namen Attraktionssphäre möchte ich nicht aufgeben; denn wirklich attrahirt die Sphäre bei Beginn der Chromosomenbildung die ersten Chromosomenanlagen, wie dies oben auseinandergesetzt wurde. Die Bezeichnung Astrosphäre passt nur auf Sphären mit strahligem Bau, und diese sind nicht überall vorhanden, und für den Namen Centrosphäre, den Lenhossék vorschlägt, liegt meines Erachtens kein Bedürfniss vor.

Berlin, 17. Dezember 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Spermatocyten von Salamandra maculosa. Die Bilder wurden mittelst der Abbe'schen Camera lucida bei Zeiss Apochromat (homogene Immersion) 1,5 (Apertur 1,30) und Compensationsocular 6 entworfen und bei den Compensationsocularen 8 bezw. 12 ausgeführt. Die Chromatintheile des Kernes sind in allen Figuren, um die Reproduktion zu erleichtern, gleichgehalten, obwohl bei der verschiedenen Färbung (adjektiv Anilin und Alizarin) das Aussehen derselben verschieden war. In allen Figuren bedeutet: a = Attraktionssphäre, c = Centrosoma, h = Zellsubstanzhof, s = Spindel, p = Polkörperchen, ch = Chromosomen.

1) Meves, Dies Archiv Bd. 44 und: über die Zellen des Sesambeins in der Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Dies Archiv Bd. 45. Die Färbung der Sphären ist in der letzteren Arbeit in Folge der Anwendung des Eisenhämatoxylinlackes mit der Ehrlich-Biondi'schen Flüssigkeit offenbar keine exakte.

Fig. 1. Zelle mit Sphäre und zwei Centrosomen. Alizarinpräparat. Junihoden.

Fig. 2. Zelle mit ausgedehnter Sphäre und Centrosoma. Alizarinpräparat. Junihoden.

Fig. 3. Zelle mit ausgedehnter Sphäre, von der sich bei x ein Theilchen losgelöst hat. Alizarinpräparat. Junihoden.

Fig. 4. Zelle mit zerfallener Sphäre; die Theilstücke von ungleicher Grösse. Adjektiv-Safraninpräparat. Junihoden.

Fig. 5. Zelle mit zerfallener Sphäre; die Theilstücke von gleicher Grösse. Der Kern ist nicht mit in den Schnitt gefallen. Adjektiv-Safraninpräparat. Junihoden.

Fig. 6. Zelle mit zerfallener Sphäre und beginnender Chromosomenbildung (Konvergenz). Alizarinpräparat. Junihoden.

Fig. 7. Zelle mit zerfallener Sphäre und fast völlig entwickeltem Spirem. Adjektiv-Safraninpräparat. Junihoden.

Fig. 8. Zelle mit extranucleärer Spindel, in welcher die Sphärentheile (a) noch nicht sämmtlich in einer Reihe angeordnet sind. Kern weniger weit entwickelt als in Figur 7. Alizarinpräparat. Julihoden.

Fig. 9. Zelle mit extranucleärer Spindel, in der die Sphärenreste (a) schwächer zu werden anfangen. Kern tangential getroffen. Alizarinpräparat. Julihoden.

Fig. 10. Zelle mit extranucleärer Spindel, in der die Sphärenreste (a) bis auf drei schmale Streifen aufgebraucht sind. Kern im dichten Spirem. Adjektiv-Fuchsinpräparat. Augusthoden.

Fig. 11. Zelle, in deren extranucleärer Spindel die Sphärenreste (a) nur noch angedeutet vorhanden sind. Kern im lockeren Knäuel (angeschnitten). Combinirtes Bild. Adjektiv-Fuchsin-Präparat. Augusthoden.

Fig. 12. Zelle mit Hermann'scher Figur. Adjektiv-Fuchsinpräparat. Augusthoden.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock.)

Der Secretionsvorgang in der Schilddrüse.

Von

Ernst Schmid aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel XII.

Die immer mehr in den Vordergrund tretende Frage über die Natur und Function der Schilddrüse hat in neuester Zeit den Anlass zu einer Reihe von Arbeiten gegeben, deren Resultate aber zu verschieden sind, als dass sie sich zu einem einheitlichen Bild über die feinere Structur der Drüse und den Secretionsvorgang in ihr vereinigen liessen. Besonders stimmen die Ergebnisse von Langendorff (11)[1]), Andersson (1) und Hürthle (8) im Einzelnen so wenig überein, dass weitere Untersuchungen dringend wünschenswerth erschienen. Ich habe versucht die Angaben der genannten Autoren zu prüfen, und durch weitere mikroskopische und experimentelle Untersuchungen einen Beitrag zur Kenntniss dieses wichtigen Organes zu geben. Besonders eingehend habe ich mich im Hinblick auf die Angaben Andersson's mit dem Follikelinhalt und den als Secretionserscheinungen aufgefassten Vorgängen in den Epithelzellen beschäftigt. Ferner haben die Untersuchungen von A. Kohn (10) über embryonales und Thymusgewebe in und an der Schilddrüse mich veranlasst, auch diesen Gebilden meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Herrn Professor Langendorff erlaube ich mir, für die Anregung und liebenswürdige Unterstützung bei Abfassung vorliegender Arbeit, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die Drüsen von Hund, Katze, Kaninchen, Ratte, Kalb, Igel und diejenige eines 25jährigen Hingerichteten. Am klarsten und schönsten sind die Structuren der Drüse des Hundes, und daher habe ich mich zuletzt nur auf dieses Thier beschränkt. Die menschliche Drüse

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Literatur-Verzeichniss.

habe ich in meiner Arbeit nicht weiter erwähnt, ich habe keinen wesentlichen Unterschied im mikroskopischen Bild zwischen ihr und den anderen Drüsen gefunden. Die Drüsen wurden stets sofort nach dem Tode des Thieres, oder in der Narkose, aufs sorgfältigste mit der Kapsel herauspräparirt, und dann mit einer scharfen Scheere in kleine, meist 2—3 mm grosse Stücke geschnitten; dabei wurde die Kapsel und etwaiges Fettgewebe entfernt. Als Fixationsmittel habe ich benutzt: Alcohol, concentrirte Sublimatlösung, Müller'sche Flüssigkeit, Flemming'sche Lösung, das Osmiumgemisch, das von Langendorff angewendet worden ist, Zenker'sche Flüssigkeit, Hermann'sche Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig, Osmiumsäure und Osmiumessigsäure nach Fol. Letztere leistete weitaus die besten Dienste und wurde später als einzige Fixationsflüssigkeit angewandt. Die Präparate bleiben in der Osmiumessigsäure (1% Osmiumsäure 10,0; 2% Essigsäure 50,0; Aq. dest. 40,0) im Dunkeln 24 Stunden, werden dann mehrere Stunden in öfters gewechseltem destillirten Wasser ausgewaschen, in Alcohol von steigender Concentration gehärtet und in Paraffin eingebettet. Letzteres Verfahren ist schnell und mit Vorsicht vorzunehmen; aus dem 96% Alcohol kommen die kleinen Objecte $^1/_4$ Stunde lang in Toluol, eine weitere Viertelstunde lang wird das Toluol auf etwa 30° erwärmt, dann kommen sie bei etwa 60° C. in schwer schmelzendes Paraffin, bleiben dort $^1/_2$ Stunde und werden dann in demselben Paraffin eingebettet. Dehnt man die Toluol- oder Paraffinbehandlung zu lang aus, dann leidet das Schilddrüsengewebe stark darunter. Grössere Stücke, die zur Gewinnung von Uebersichtsbildern dienen sollten, wurden natürlich entsprechend längere Zeit durchtränkt. Die Schnitte wurden theils nach der sogenannten japanischen Methode [1]) auf dem Deckglas aufgeklebt, theils frei behandelt. Als Färbemittel kamen zur Anwendung die verschiedenen Anilinfarbstoffe, die Hermann'sche Methode, die Ehrlich-Biondi'sche Triacidlösung, die Hämatoxylin-Eisenlack-Methode von M. Heidenhain u. a. m. Am geeignetsten für die Osmiumessigsäure-Präparate erwiesen sich Safranin, Säurefuchsin und Ehrlich'sches Hämatoxylin.

1) Reinke in Zeitschrift für mikr. Technik 1895, Bd. XII, S. 21.

Die Follikel und ihr Epithel.

Die Schilddrüse besteht aus einer grossen Menge von mehr oder weniger rundlichen und schlauchförmigen Follikeln, zwischen denen Blut- und Lymphgefässe verlaufen. Die Follikel sind mit einem einfachen Epithel ausgekleidet und umschliessen ein Lumen, das mit dem Drüsensecret ausgefüllt ist. Die Epithelwand stösst nach aussen hin entweder direct an das Endothel der Gefässe, oder wird von wenigen Bindegewebsfasern umgeben; eine eigentliche Membrana propria besitzen meiner Meinung nach die Follikel nicht. Ein grösserer oder kleinerer Haufen von Follikeln ist von einer stärkeren Bindegewebsschicht umgeben, so dass die Drüse selbst in viele kleine Lappen zerlegt wird, die miteinander fest durch ein reiches Gefässnetz verbunden sind. An der dem Lumen zugekehrten Seite der Epithelzellen habe ich keine Membran (Cuticula) beobachten können. Das Epithel ist meist cylindrisch oder kubisch, doch sind seine Grössenverhältnisse bei ein und derselben Thierart so verschieden, dass es unnütz wäre, Zahlen für dieselben anzugeben. In der Jugend sind die Zellen wohl im Allgemeinen höher als im Alter; jedenfalls hat die Grösse der Follikel nichts mit der Höhe der Zellen zu thun, eher könnte man das Alter derselben mit ihr in Verbindung bringen. Die Zellen haben einen grossen, bei cylindrischen Zellen meist an der dem Follikellumen abgekehrten Seite gelegenen Kern, der ein oder mehrere Nucleolen erkennen lässt.

Unter den Epithelzellen hat Langendorff zwei Arten unterschieden: „Hauptzellen", protoplasmatische Zellen, aus denen die Hauptmasse der epithelialen Wand besteht, und „Colloidzellen". „Der Zellkörper dieser zweiten Zellenart," sagt er (S. 233), „zeichnet sich vor dem der Hauptzellen von vornherein durch seine mehr homogene, hyaline, glänzende Beschaffenheit und durch seine starke Färbbarkeit aus. Schon das Osmiumgemisch tingirt ihn dunkel. Alle Farbstoffe, welche die Colloidsubstanz färben, färben auch ihn. Sehr schnell und lebhaft tingirt ihn das Säurefuchsin, sei es, dass es allein, oder in der Form der Biondi-Ehrlich'schen Lösung, oder zusammen mit Methylenblau verwendet wird . . . Ich stehe deshalb nicht an, diesen Inhalt als colloid zu bezeichnen. Er ist entweder gänzlich oder vorwiegend homogen; in letzterem Falle ist neben der homogenen

Masse noch ein Rest von Protoplasma vorhanden. Je nachdem dieser Rest grösser oder kleiner ist, nähert sich die Zelle mehr oder weniger dem Aussehen einer Hauptzelle, so dass es gar nicht zweifelhaft sein kann, dass die einen Zellen von den anderen sich ableiten, aus ihnen durch allmähliche colloide Umwandlung ihres Inhaltes entstehen."

Ebenso wie Hürthle kann auch ich diese Angaben Langendorff's bestätigen. Die Colloidzellen fallen bei den verschiedenen Behandlungsweisen sofort durch ihre intensivere Färbung gegenüber den meisten anderen Epithelzellen auf (Fig. 5, Taf. XII). Sie verändern in späteren Stadien ihre gleichmässige cylindrische oder kubische Form und erscheinen dann auf dem Schnitt eingebuchtet und schmäler als die anderen; auf Flächenschnitten sieht man, dass sie ganz eigenthümliche, meist sternförmige Gestalten angenommen und ihre strahligen Fortsätze zwischen die benachbarten Zellen eingeschoben haben (s. Fig. 8, Taf. XII). Die Colloidzellen erscheinen oft so schmal, dass nur ein deutlich erkennbarer Kern uns davon abhält, sie für colloidgefüllte Lücken in der Zellbekleidung des Follikels zu halten; hat der Querschnitt die strahligen Fortsätze getroffen, die wir im Flächenschnitt so häufig sehen, dann wird die Täuschung noch vollständiger, und wir können oft nur einen mehr oder weniger breiten, oft recht feinen homogenen Strich zwischen den Hauptzellen wahrnehmen. Die leicht zu constatirenden Uebergangsstufen zwischen Haupt- und Colloidzellen (Fig. 5 giebt eine ganze Reihe solcher Uebergänge wieder) zeigen uns, dass sich letztere aus den Hauptzellen entwickeln; wir haben es also — was übrigens durchaus auch der früher schon von Langendorff ausgesprochenen Ansicht entspricht — nicht mit verschiedenen Zellarten, sondern nur mit derselben Zellart in verschiedenen physiologischen Zuständen zu thun. Die Bildung des Colloids in der Zelle beginnt an dem dem Follikellumen zugekehrten Theil der Zelle, denn dieser ist es, der sich immer zuerst stärker tingirbar zeigt. Ebenso wie das Colloid in den Follikeln bald heller, bald tiefer gefärbt ist, und so verschiedene Concentrationsgrade erkennen lässt, erscheinen auch die Colloidzellen in allen Schattirungen. In den helleren sieht man immer noch sehr deutlich das Protoplasmagerüst des Zellleibes; je dunkler sie werden, desto undeutlicher erkennt man eine Structur, und

in der ausgebildeten Colloidzelle ist der Zellleib tief dunkel gefärbt, durchaus homogen und nicht von dem Colloid des Follikelinhaltes zu unterscheiden. Der Kern erhält sich sehr lange intact und scheint erst bei den sehr schmalen Formen der Colloidzellen eine Veränderung zu erleiden; er ist dann oft wurstförmig und stark tingirt, und in noch anderen Stadien ist er bedeutend deformirt.

Eine weitere characteristische Veränderung, die das Drüsenepithel erleidet, ist durch denjenigen Process bedingt, den Langendorff „Schmelzung des Epithels“ genannt hat. Dabei geht das Epithel zu Grunde und zwar durch colloide Umwandlung der Zellen. „In einem Follikel,“ schreibt er (S. 236), „erscheint ein Theil des Epithels auffallend platt; der Inhalt giebt Colloidreaction; der Kern ist geschrumpft und deformirt. Häufig sind es die einander zugewendeten Epithelstellen zweier benachbarter Follikel, die gleichzeitig von derselben Veränderung ergriffen erscheinen.“ Das Epithel wird immer flacher, und schliesslich kommt es zu einer Ruptur der Follikelwand und Durchbruch des Inhalts in den benachbarten Follikel oder Lymphraum. Diesen Vorgang als solchen hat wenig früher auch Biondi (3) geschildert. Er sagt: „Das Wachsthum der Acini hat eine Grenze; bei einer bestimmten Grösse sieht man auf der einen Seite und zwar auf derjenigen, welche einem benachbarten Lymphraum zugekehrt ist, folgende Veränderung des Epithels: Während die übrigen Epithelzellen unverändert bleiben, werden sie hier immer platter und niedriger, bis sie schliesslich ganz verschwunden sind, da der Acinus also an dieser Seite gar nicht mehr von Epithel begrenzt ist, so dass der Inhalt des Acinus sich in den Lymphraum ergiesst.“ Langendorff hält den Schmelzungsprocess für genetisch nicht zusammenhängend mit der Colloidzellenbildung. Im letzteren Fall nimmt er eine active Thätigkeit des lebenden Zellprotoplasmas, im ersteren eine passive Infiltration der abgestorbenen Zelle an. Schon die lange sich intact haltende Form der Kerne deute bei der Bildung der Colloidzellen nicht auf eine primäre Abtötung. Auch Hürthle schliesst sich dieser Meinung an.

Schmelzungsherde findet man, meinen eigenen Beobachtungen zufolge, sehr oft; je älter die Drüse ist, desto häufiger sind sie, und in den allermeisten Fällen sind sicher nur sie an dem häufigen Vorkommen von Zellen und Zelltrümmern im

Follikellumen schuld. Denn die meisten Zellen, die man im Follikelinhalt suspendirt findet, tragen den Charakter der aus einem Schmelzungsherd stammenden, besonders lässt dies der stark geschrumpfte, sehr dunkel gefärbte Kern vermuthen. Die Folgen der Epithelschmelzung können sein: erstens, die Bildung einer Durchbruchsstelle zwischen zwei Follikeln, so dass sich der Inhalt des einen mit dem des anderen vereinigt; zweitens, der Durchbruch und Erguss der Follikelmasse in einen Lymphraum. Die Vereinigung zweier und mehrerer Follikel durch Schmelzung kann man recht häufig beobachten (vgl. Figg. 6 und 7, Taf. XII nebst der dazu gehörigen Erklärung); weitaus seltener lässt sich der Austritt von Follikelmasse in einen Lymphraum konstatiren. Ich glaube aber, dass ein solcher Austritt an den meisten Schmelzungsstellen stattfindet, an denen es zu keiner Vereinigung von Follikeln kommt. Wenn wir den ausgetretenen Follikelinhalt in grösseren Mengen nur um die Blutgefässe oder in ihrer Nähe gelagert finden, so liegt das meines Erachtens zum Theil daran, dass er offenbar rasch von der Austrittsstelle nach den Theilen der Drüse befördert wird, die seiner Ansammlung den geringsten Widerstand entgegensetzen. Und dies scheint in den grossen perivasculären Lymphräumen der Fall zu sein. Ganz sicher kommen aber Stellen vor, an denen man unmittelbar neben dem Schmelzungsherde Colloidmassen in die interfolliculären Räume ergossen findet, und ich möchte mich deshalb der von Biondi und Langendorff vertretenen Ansicht über die Quelle der interfolliculären Colloidmassen durchaus anschliessen. Vielleicht schliesst sich auch die durchbrochene Epithelwand wieder, nachdem sie Colloidmasse in den Lymphraum hat eintreten lassen. Auch diese Möglichkeit wäre zu berücksichtigen, wenn man wegen des seltenen Vorkommens offener Communicationen Bedenken erhebt.

Der Menge der untergehenden Zellen gegenüber scheint bei älteren Thieren eine Neubildung derselben gänzlich zu fehlen. Nur bei ganz jugendlichen Drüsen sieht man Mitosen. Oft genug sucht man aber auch bei ihnen vergeblich. In der Drüse einer fünfwöchentlichen Katze fand ich dagegen fast in jedem Schnitt eine oder mehrere Kerntheilungsfiguren (vgl. Fig. 1 und 2, Taf. XII). Später konnte ich auch bei einem zweimonatlichen Hunde mitotische Kerntheilung nachweisen.

Der Follikelinhalt.

In den frühesten Angaben über den mikroskopischen Bau der Schilddrüse werden die Drüsenbläschen als mit Zellen angefüllt geschildert und abgebildet (Schwager-Bardeleben (17)). Die erste unseren jetzigen Anschauungen über Follikelwand und Follikelinhalt am meisten entsprechende Darstellung finde ich bei Panagiotades (13); er kommt in seinem Summarium zu folgendem Resultat: „Folliculorum paries conformatur: extrinsecus stromate fibroso, quod ex normali tela cellulosa constat; intrinsecus membrana cellulosa, serie quasi sita, omnem folliculum investiente. Folliculi fluido forsitan proteïnico referti sunt; in fluido cellulae diversae varie evolutae insunt, nuclei ac nucleoli."

Kölliker (9) schildert den Drüseninhalt als klare, leicht ins Gelbliche spielende und etwas zähe Flüssigkeit, deren Verhalten gegen Alkohol und Salpetersäure und beim Kochen der Drüse die Gegenwart von viel Eiweiss klar darthut. Das häufige Vorhandensein von Zellen und deren Trümmer im Follikelinhalt hält er für durch postmortale Veränderungen bedingt, das Colloid aber sieht er für eine pathologische Erscheinung an.

Verson (18) stellt den Follikelinhalt und sein Zustandekommen folgendermaassen dar (S. 267): „Schon nach kurzer Zeit, ja unter den Augen des Beobachters, sieht man nun die freien Zellwände sich kantig hervorwölben, und allmählich entwickeln sich vom Körper der Epithelzellen rundliche, zähe, klebrige und hyaline Tropfen, welche im Centrum des Blasenraumes nach längerer Zeit zusammenfliessen können, gewöhnlich aber immer noch zarte Begrenzungslinien zwischen sich erkennen lassen, die dem ausgetretenen, zu einem Klumpen verschmolzenen Zelleninhalte ein facettirtes Aussehen verleihen. Bevor diese Tropfen im Centrum inniger verschmelzen, zeichnen sie den bis dahin zurückgelegten Weg häufig durch fadenartige Fortsätze, die theilweise an den Zellwänden anhaften."

Permeschko (14) findet, dass der Drüseninhalt sich mit dem Alter ändert. Bei jungen Embryonen besteht er gewöhnlich aus einer feinkörnigen Masse, die Zellen und Zellkerne einschliesst. „Bei grösseren Embryonen trifft man schon hie und da die mit durchsichtigen Colloidmassen angefüllten Blasen; bei jungen Thieren ferner ist der grösste Theil der Blasen mit dieser

Masse angefüllt und bei erwachsenen endlich trifft man sehr selten Blasen ohne Colloid" (S. 284). Bei erwachsenen Thieren füllt die Colloidsubstanz das Lumen der Blase ganz aus; manchmal jedoch „erscheint sie in kleineren oder grösseren an der Blasenwand fest haftenden durchsichtigen Tröpfchen; in noch anderen Fällen erscheint sie in kleineren oder grösseren durchsichtigen, in einer feinkörnigen Masse suspendirten Kernen".

Nach Virchow (19) sind im Follikellumen lymphoide Zellen eingeschlossen, welche eine eiweisshaltige Flüssigkeit secerniren, die später unter Einfluss der in der Gewebsflüssigkeit enthaltenen Salze sich in Colloid umwandelt.

Boéchat (4) bestätigt die Angabe Peremeschko's, dass sich schon bei älteren Embryonen Colloid findet. Das Colloid liegt nicht immer der Epithelwand glatt an, sondern bildet öfters den Epithelzellen entsprechende Ausbuchtungen; im Inneren des Follikelinhaltes lassen sich Vacuolen erkennen.

Zeiss (22) hält das Colloid nur für einen stärkeren Concentrationsgrad der zuerst in den Follikeln auftretenden klaren, leicht ausfliessenden Flüssigkeit. In dieser Flüssigkeit findet er oft einen colloiden Klumpen, an dessen Peripherie sich immer neue Colloidschichten anlegen, bis das ganze Lumen mit einer dichten Colloidmasse erfüllt ist. Die von Peremeschko und Verson beschriebenen Secrettropfen hält Zeiss für Schrumpfungserscheinungen. Es gelang ihm niemals, die hellen, durchsichtigen, unfärbbaren Tropfen zu isoliren, ebensowenig fand er unter durch Maceriren in Osmiumsäure isolirten Zellen solche, denen die Tropfen aufsassen. An frischen Präparaten hat er weder Tropfen im Zusammenhang mit Zellen, noch den Vorgang der Bildung und Loslösung derselben beobachten können. Er sagt daher (S. 31): „Die colloide Substanz, die im frischen Zustande der Drüse die Follikel in mehr oder minder flüssiger Consistenz vollständig ausfüllt, zeigt auf Zusatz von Reagentien Schrumpfungs- und Retractionsphänomene; jeder Tropfen entspricht einer Epithelzelle: diese werden bei dem Schrumpfungsprozess oft mit und von der Umgebung des Follikels losgerissen. Auch die mitten in den Colloidklumpen hier und dort sichtbaren tropfenähnlichen Höhlen zeigen meistens als Inhalt eine losgelöste, mehr oder minder zerfallene Zelle, und können auf dieselbe Art entstanden gedacht werden, wie die peripher gelegenen. Die Schrumpfungserschei-

nungen müssen je nach Art und Intensität der angewandten Reagentien verschieden stark sein; Osmiumsäure verhindert sie ganz, Müller'sche Lösung bei kurzer Einwirkungsdauer erzeugte nur geringe Retraction, ebenso die concentrirte Salzsäure, während absoluter Alcohol und 1% Chromsäure so stark wirkten, dass in grossen Follikeln oft die ganze colloide Masse als kleiner mit Spitzen und Stacheln besetzter Klumpen mitten im Lumen lag oder an der Wand hing."

Baber (2) findet in den Drüsenblasen ausser geringen Mengen einer klaren Substanz eine solide Masse, die sich von der Follikelwand retrahirt hat. Nach Pikrocarminbehandlung zeigt sie eine fein granulirte Beschaffenheit und differenzirt sich durch ihre gelbe Farbe deutlich von der rothen Epithelwand. Hämatoxylin giebt ihr eine opake graue oder grauviolette Färbung und lässt sie öfters homogen als granulirt erscheinen. In seiner zweiten Untersuchung über die Schilddrüse kann Baber seine früheren Resultate bestätigen; er fügt hinzu, dass die Follikel zu verschiedenen Zeiten verschieden stark gefüllt sind und sich verschieden intensiv färben lassen. Beides bezieht er auf wechselnde functionelle Zustände der Drüse.

Nach Biondi (3) ist der Follikelinhalt eine homogene Substanz, die durch Fixation mit Osmiumsäure dunkel und granulirt wird. Sie ist Product der Epithelzellen, was sich daraus schliessen lässt, dass sich in den Zellen öfters Kügelchen finden, die dieselbe Färbung annehmen, wie das Colloid.

H. v. Wyss (21) versuchte, die Secretion der Schilddrüse durch Pilocarpin zu steigern und fand in der gereizten Drüse glänzende helle Kugeln von anscheinend flüssiger Consistenz, die zwischen den Spitzen der sich vorwölbenden Zellkuppen gelegen waren. Im Centrum der Colloidmasse fand sich oft ein stärker tingirter Colloidkern.

Genauere mikrochemische Untersuchungen über den Follikelinhalt verdanken wir Langendorff. Nach ihm füllt der Inhalt der Drüsenbläschen deren Lumen ganz aus. In Schnitten, die mit geeigneten Fixationsmitteln, besonders mit Osmiumsäure oder Osmiumsäuregemischen behandelt worden sind, liegt die Colloidmasse dem Follikelinhalt überall dicht an, im Gegensatz zu den bei andern Behandlungsarten auftretenden Vacuolen, die er, wie Zeiss, lediglich für Schrumpfungserscheinungen hält.

Das Colloid zeigt bei Osmiumbehandlung häufiger als bei anderen Fixationsmitteln ein durchaus homogenes Aussehen. Es quillt durch Essigsäure stark auf, geht beim Auswaschen mit 0,6% Kochsalzlösung wieder zurück. Salzsäure bewirkt gleichfalls starke Quellung, geringere Kali- oder Natronlauge. Zusatz von Wasser zu letzteren bewirkt schnellen Zerfall. Schwache Quellung bewirkt 1% Sodalösung, starke Salpetersäure dagegen geringe Schrumpfung und Gelbfärbung, die erhöht wird durch Zusatz von Ammoniak. Mit Pepsin versetzte 0,2% Salzsäure löst das Colloid schnell auf. Die Biuret- und Millon'sche Probe sind positiv, ebenso die Eiweissreaction von Adamkiewicz. Kochendes Wasser löst das Colloid nicht, bringt es vielmehr zur Gerinnung. Ebenso bewirken Alkohol, anorganische Säuren und Metallsalze Gerinnung. Langendorff kommt daher zu dem Schluss, dass die Colloidmasse entweder aus Eiweiss besteht, oder doch einen hohen Eiweissgehalt besitzt. Die verschiedene Tinctionsfähigkeit hält er für durch Altersverschiedenheiten bedingte Differenzen in der Consistenz des Inhaltes, indem der ältere eingedicktere Inhalt sich intensiver färbt, als der flüssigere, jüngere.

Podack (15) schliesst sich in Betreff der Vacuolen der Meinung Langendorff's an.

Auch Hürthle hält sie für Artefacte; der Umstand, dass sich das Colloid bald stärker, bald schwächer färbt, veranlasst ihn zu der Annahme, dass seine Zusammensetzung eine wechselnde und von der Drüsenthätigkeit abhängig sei.

Kurz nach der Arbeit von Hürthle erschien eine Untersuchung von Andersson (1), auf die ich hier näher eingehen möchte, weil sie die von Zeiss und Langendorff ausgesprochene, auch von vielen Anderen vertretene Ansicht über die Vacuolen umzustossen sucht, und ähnlich, wie schon früher Verson und Peremeschko, und später von Wyss die bekannten durchsichtigen runden Gebilde als wichtige Secretbestandtheile deutet. Er sagt (S. 146): „Ich habe diese (die Vacuolen) bei keinem der von mir untersuchten Thiere vermisst, doch kommen sie in sehr variirender Zahl und Grösse vor. Was ihre Anordnung in den Binnenräumen der Follikel betrifft, so liegen sie am häufigsten dicht an den Epithelzellen, die Randvacuolen der Autoren darstellend, oder sind von den Zellen durch

einen schmalen Saum des Follikelinhaltes geschieden, mögen aber auch durch das ganze Lumen zerstreut liegen. In diesen Vacuolen, welche rundliche, blasse, keine Farbstoffe aufnehmende Gebilde darstellen, haben frühere Untersucher keine Structur finden können, was sehr zu der Bestätigung der Annahme beigetragen hat, dass sie Schrumpfungserscheinungen seien. Es ist mir jedoch gelungen, in ihnen einen Inhalt aufzuweisen. Betrachtet man nämlich mit stärkeren Vergrösserungen, $^1/_{12}$ oder $^1/_{18}$ hom. Immers. von Zeiss, diese anscheinenden Hohlräume, gewahrt man meistens in ihnen eine hyaline, ungefärbte Blase von einer körnigen Membran begrenzt. Diese Blase füllt die Vacuole entweder ganz aus, oder sie kommt in der Mitte derselben geschrumpft zum Vorschein". Andersson nennt diese Bläschen das „chromophobe Thyreoidalsecret" und beschreibt die Bildung desselben so (S. 203): „Es sammeln sich besonders in den Kuppeln der Zellen, zwischen den Strängen der Filarmasse beträchtliche Mengen einer unfärbbaren Flüssigkeit an, welche die Stränge auseinander drängen, und dem Zellkörper ein netzartiges Aussehen verleihen. Die Flüssigkeitsansammlungen nehmen allmählich das Aussehen von im Protoplasma gelegenen Vacuolen an, wandern gegen das centrale Ende der Zelle und verursachen an der Zellkuppel secundäre Ausbuchtungen der Zellcontour. Schliesslich lösen sich diese ganz von der Zelle ab und werden Inhalt der Vacuolen, die also als Secretionserscheinungen zu betrachten sind." Diese Darstellung erinnert an die Angaben von Verson, über die Entstehung seiner Tröpfchen". Ausser diesem „chromophoben Secret" unterscheidet Andersson noch ein „chromophiles" Thyreoidalsecret, das in kleinen, dunkel tingirten Tropfen in den Zellen erscheint und später ins Follikellumen ausgestossen wird. Durch Mischung dieser beiden Secretformen entsteht der bekannte Colloidinhalt, und zwar hat er ein mehr homogenes oder mehr feinkörniges Aussehen, je nachdem die eine oder die andere der Secretformen überwiegt.

Meine eigenen Untersuchungen haben bez. des Follikelinhalts und der Vacuolen Folgendes ergeben:

Die Follikelmasse.

Betrachten wir den Follikelinhalt, den wir gemeinhin als Colloid zu bezeichnen pflegen, unter dem Mikroskop, so sehen wir auf den ersten Blick, dass sein Aussehen nicht immer das gleiche ist. Die beim ausgewachsenen Thier häufigste Form, das eigentliche, typische Colloid, ist eine durchsichtige homogene Masse, die mit Begehrlichkeit Farbstoffe aufnimmt und ihrem mikrochemischen Verhalten nach sich als Eiweissverbindung kennzeichnet. Es zeichnet sich daher auch besonders durch eine grosse Neigung zur Schrumpfung aus, und alle Mittel, die Eiweiss zur Gerinnung bringen, bewirken auch dieselben Erscheinungen beim Colloid. Um brauchbare Präparate zu erzielen, ist es unbedingt nöthig, zur Fixation eine Flüssigkeit anzuwenden, die die natürliche Form des Follikelinhaltes nicht verändert. Am besten für diesen Zweck haben sich die Osmiumsäuregemische bewährt, und unter diesen wieder schien die Osmiumessigsäure am geeignetsten zu sein. Die mit Osmiumessigsäure behandelten Präparate zeigen nun, dass der Follikelinhalt überall dem Follikelepithel hart anliegt, dass er also das Follikellumen ganz ausfüllt. Neben der typischen Form des Colloids finden wir immer eine Anzahl Follikel, deren Inhalt mehr oder weniger granulirt ist, wir finden Follikel, deren Inhalt theils homogen, theils granulirt ist, und endlich finden wir auch den homogenen Inhalt bald heller, bald dunkler gefärbt und mehr oder weniger durchsichtig, bis zu solchen Formen, die das Colloid als undurchsichtige beim Schnitt zerbröckelte oder schollig angeordnete Masse zeigen. Sind nun diese verschiedenen Formen als verschiedene Arten des Follikelinhaltes anzusehen, oder als ein und dieselbe Art in verschiedener Form? Diese Frage lässt sich durch den Vergleich von Schilddrüsen verschieden alter Thiere zu Gunsten letzterer Annahme bestätigen.

Wenn auch meine Untersuchungen sich nicht auch auf die embryonale Drüse erstrecken konnten, so habe ich doch besonders an Hunden eine Reihe verschiedener Altersstufen prüfen und mich davon überzeugen können, dass der Follikelinhalt mit zunehmendem Alter dichter wird, und dass auf diese Art das verschiedene Aussehen desselben zu erklären ist. Bei alten Hunden findet man fast ausschliesslich stark gefärbtes Colloid,

während ganz junge Hunde sehr viele Follikel mit feingranulirtem Inhalt oder hellem, stark durchsichtigen Colloid zeigen. Ausgewachsene, aber noch junge Thiere zeigen alle Uebergangsformen, von dem feinkörnigen blassen Follikelinhalt bis zu dem dunklen, fast undurchsichtigen Colloid, das bei alten Thieren so dicht werden kann, dass es, wie schon erwähnt, auf dem Schnitt zerbröckelt aussieht, oder durch das Messer schollig zerfällt.

Wie man einen Unterschied im Follikelinhalt verschieden alter Thiere beobachten kann, findet man ihn bei einem und demselben Thiere auch beim Vergleich verschieden alter Follikel. Dass auch in der ausgewachsenen Drüse Follikel neugebildet werden, unterliegt wohl keinem Zweifel, jedoch wäre es nicht möglich, immer nach der Grösse des Follikels auf dessen Alter zu schliessen; man findet oft ganz kleine Follikel mit theilweise zerfallenem Epithel und sehr dichtem Colloid. Im Grossen und Ganzen kann man jedoch wohl in vielen Fällen das relative Alter mancher Follikel schätzen. Einen grossen Follikel, dessen eine Epithelseite aus platten, theilweise oder gänzlich colloid degenerirten Zellen besteht, werden wir mit Recht als alt bezeichnen im Gegensatz zu einem kleinen, nur von wenigen hohen Zellen ausgekleideten Follikel. In all diesen Fällen, in denen wir berechtigt sind, aus dem Aussehen der Follikel einen Schluss auf ihr relatives Alter zu ziehen, finden wir, dass die Dichtigkeit und damit die Färbbarkeit des Follikelinhalts mit dem Alter des Follikels zunimmt. Ich halte daher die Follikelmasse für eine einheitliche Substanz und die Verschiedenheit in ihrem Aussehen lediglich für den Ausdruck einer verschiedenen Concentration derselben. Der Ausdruck „Colloid“ wäre dann natürlich nicht für jede Form derselben angebracht und vielleicht passender durch den schon oben gebrauchten „Follikelmasse“ zu ersetzen.

Ehe ich in der Besprechung des Follikelinhaltes weiter gehe, will ich die Beweise berücksichtigen, die Andersson für die Zusammensetzung desselben aus zwei verschiedenen Substanzen anführt. Andersson stützt seine Ansicht auf die Thatsache, dass bei den von ihm gewählten Tinctionen die Färbung des Colloids nicht immer die gleiche ist. Ich muss dem entgegenhalten, dass es sich doch dabei nur um Farbennüancen von Mischfarben handelt, wie z. B. um „bläulich-roth bis roth-violett“ bei Ehrlich-Biondi'scher Färbung. Die Verschieden-

heit in der Nüance lässt sich erklären, wenn man, was ja höchst wahrscheinlich ist, annimmt, dass die Follikelmasse, je nach ihrer Concentration, eine verschiedene Affinität zu den beiden Grundfarben besitzt.

Was den zweiten Grund betrifft, den auch andere Autoren erwähnen, dass nämlich schon die Verschiedenheit des Drüsensecretes, wie wir sie makroskopisch wahrnehmen können, für eine verschiedene Zusammensetzung desselben spricht, so gilt dafür das oben Angeführte. Mit dem gleichen Recht, mit dem wir diese wechselnde Consistenz des Drüseninhaltes für den Ausdruck verschiedener Secretformen halten können, können wir die eine Substanz für die eingedickte, ältere Form der anderen erklären.

Die Vacuolen im Follikelinhalt.

Wenn ich für die Einheitlichkeit der Follikelmasse — vielleicht könnte ich mich etwas voreilig aber bezeichnender ausdrücken: für die Einheitlichkeit des Follikelsecretes — eintrete, so muss ich mich auch gegen die von Andersson aufgestellte Theorie von den „chromophoben Bläschen" wenden. Die schon oft beschriebenen Schrumpfungserscheinungen am Follikelinhalt wurden schon von früheren Untersuchern, besonders aber auch von Baber, Zeiss und Langendorff für Vacuolen gehalten, die durch Retraction des Colloids von der Follikelwandung entstehen. Andersson hält dagegen diese Vacuolen für selbstständige Gebilde, für chromophobe Secretbläschen, die constant in der Schilddrüse vorkommen, und nach Mischung mit einem zweiten chromophilen Secret im Follikellumen das bekannte Colloid liefern. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschliessen. Ich halte meinen Beobachtungen zufolge ebenso, wie die schon oben angeführten Autoren, die Vacuolen lediglich für Schrumpfungserscheinungen, also nur für Artefacte und nicht für in der lebenden Drüse präformirte Gebilde. Für die Artefactenatur der Vacuolen sprechen folgende Gründe:

1. Bei guter Fixation liegt die Follikelmasse überall dem Epithel direct an; man findet dann im Follikelinhalt überhaupt keine Vacuolen. Derartige Bilder sind jedoch nur zu erreichen, wenn man sehr kleine Stückchen aufs sorgfältigste mit einem geeigneten Osmiumgemisch fixirt. Am besten hat sich bisher

zur Herstellung solcher Präparate die Osmiumessigsäure bewährt. Noch einfacher ist es, wenn man von grösseren (ca. 2—3 mm) Stückchen nach Fixation und Härtung mit dem Rasirmesser kleine Theile vom Rande abträgt und diese dann einbettet, nur muss man darauf achten, dass die Aussenfläche des Stückchens nicht durch Bindegewebe oder Fett überlagert ist. Im Allgemeinen dringt die Fixationsflüssigkeit nur Bruchtheile eines Millimeters gut durch. Man könnte vielleicht den Einwand erheben, dass bei Fixation mit Osmiumessigsäure die Essigsäure durch Quellung der Colloidsubstanz bewirken könnte, dass sich der Follikelinhalt überall fest an das Epithel anlegte. Dieser Einwand ist nicht stichhaltig, denn erstens müssten durch Quellung auch die Zellen leiden — ich habe die schönsten Zellstructuren in mit Osmium-Essigsäure behandelten Schnitten gesehen — und ganz besonders, wo sollten denn die unzähligen Vacuolen bleiben, die man z. B. in einem Alcoholpräparat sieht, und die doch, wenn man sie als Secretblasen auffassen will, positive Grössen sein müssen und sich nicht einfach durch Verdrängung eliminiren lassen könnten. Ferner erhält man auch durch Fixation mit reiner $^1/_2\%$ Osmiumsäure gleichfalls vacuolenfreie Präparate, und diese bewirkt auch nicht die geringste Quellung des Colloids.

2. Die in dieser Frage zu Controllpräparaten angewandten Fixationsflüssigkeiten waren hauptsächlich Alcohol, Sublimat, Flemming'sche Flüssigkeit und das von Langendorff benutzte Osmiumgemisch. Die gegebene Reihenfolge entspricht dem Werth dieser Methoden für die Fixation der Schilddrüse, und zwar erleidet das Colloid im Alcohol die stärksten Schrumpfungen, im Osmiumgemisch verhältnissmässig die geringsten. Der Vergleich dieser Controllpräparate unter einander und mit den in Osmiumessigsäure fixirten zeigt auf den ersten Blick, dass die Menge der Vacuolen durchaus von der Fixationsflüssigkeit abhängig ist. Und zwar ist der Unterschied ein ganz enormer: im Alcoholpräparat sieht man auf der Schnittfläche in jedem Follikel mindestens mehrere Vacuolen, meist sind sie aber in grossen Massen vorhanden. Im Sublimatpräparat sieht man bedeutend weniger Vacuolen, man findet einzelne Follikel, die fast ganz frei von ihnen sind, jedoch ist die Retraction des Follikelinhaltes in toto noch recht bedeutend. Noch günstiger gestalten sich

die Verhältnisse bei Flemming'schem und ähnlichem Verfahren. Es gelingt, hier Schnitte zu finden, in denen eine grössere oder kleinere Anzahl Follikel ganz frei von Vacuolen ist. Vergleicht man endlich ein in Alcohol fixirtes Präparat mit einem, das mit Osmiumessigsäure behandelt war, so ist der Unterschied so ungeheuer, dass schon dadurch allein die Natur der Vacuolen als erkannt betrachtet werden könnte.

3. Vollständig fixirt durch die Osmiumessigsäure werden, wie angeführt, nur sehr kleine Stückchen. An grösseren sind stets die Randtheile tadellos fixirt, und man erkennt deutlich die Zone, bis zu welcher die Flüssigkeit gut gewirkt hat. Es wäre doch undenkbar, diese keine Vacuolen zeigenden Randpartieen, die bald von Stückchen, die aus der Mitte der Drüsen geschnitten sind, bald von Randtheilen stammen, also den verschiedenen Partieen der Säure entsprechen, stets aus ruhenden Follikeln zusammengesetzt anzunehmen. Legt man z. B. durch ein grösseres, etwa kegelförmig zulaufendes Stück Serienschnitte, von dem breitesten Theil anfangend und allmählich zur Spitze kommend, so sieht man in den grössten Schnitten die Randpartieen vorzüglich fixirt und deutlich von ihm abgegrenzt ein vacuolenhaltiges Centrum, bis zu dem die Flüssigkeit nicht genügend durchgedrungen ist. Je näher zur Spitze die Schnitte gelegt sind, desto kleiner wird dieser centrale Theil und verschwindet endlich vollständig, wenn der Durchmesser des Stückchens so klein geworden ist, dass die Fixationsflüssigkeit vollständig durchdringen konnte. Derartige Kuppenschnitte sind sehr instructiv, nur muss man auch hier darauf acht geben, dass nicht etwa an einer Stelle dem Vordringen der Fixationsflüssigkeit durch Fett oder Bindegewebe ein Hinderniss gegeben würde.

4. Ebenso wie die Colloidmasse im Follikellumen verhält sich auch das Colloid in den interfolliculären Lymphräumen. Es treten also auch hier je nach der Fixationsmethode keine, oder mehr oder weniger zahlreiche Vacuolen auf. Da die beiden Secrete Andersson's seiner Ansicht nach bereits im Follikel zu einer einheitlichen Masse verschmelzen sollen, muss das Vorhandensein von Vacuolen im Lymphgefässinhalt, der ja doch aus den Follikeln stammt, von seinem Standpunkt aus auffallend und schwer erklärlich sein. Andersson hilft sich damit, dass er diesen Lymphraumvacuolen, die doch genau dasselbe Aussehen zeigen, wie die Vacuolen der

Follikel, einen ganz anderen Ursprung zuschreibt. Er sagt (S. 208): „Die Ursache dieser Veränderung (dass nämlich das Colloid in den Lymphräumen an Dichte und Färbbarkeit verliert) ist das Auftreten von Vacuolen, die den in den Follikelräumen vorkommenden darin ganz ähnlich sind, dass sie eine von einer körnigen Membran begrenzte und einen unfärbbaren Inhalt besitzende Blase einschliessen. Diese Bläschen liegen an den Zellen in der Wand des Lymphraums, wandern aber später in das Thyreoidalsecret, bersten und mischen sich mit demselben, indem sie dadurch zu der oben erwähnten Veränderung im Aussehen desselben Anlass geben. Ich stehe nicht an, diese Bläschen als den morphologischen Ausdruck der Saftströmung zu betrachten, welche von den Saftlücken der Gewebe gegen die Lymphräume stattfindet, mit anderen Worten als die morphologischen Erscheinungen der Lymphbildung. Ob wir in diesen Bildern Secretionserscheinungen der Endothelzellen zu sehen haben, wage ich nicht zu sagen, denn es ist mir nicht gelungen, über die Entstehung der Bläschen in den Wandungen der Lymphräume unzweideutige Aufschlüsse zu erhalten." Andersson hält also diese Art von Vacuolen für Lymphbläschen. Da indessen die Lymphe, wie man sich leicht überzeugen kann, und was ja die nothwendige Folge ihres hohen Eiweissgehaltes ist, keineswegs chromophob ist, so scheint mir eine Identität derselben mit dem vermeintlichen Inhalt der Vacuolen in den Lymphräumen ganz ausgeschlossen zu sein.

5. Das Blutserum ist ebenso, wenn auch in viel geringerem Maasse, wie das Colloid zu Schrumpfungen geneigt. Gelegentlich findet man in gefüllten durchschnittenen, keineswegs etwa aus der Nähe der Schilddrüse stammenden Blutgefässen Vacuolen. Vacuolen, die denen der Schilddrüse sehr ähnlich sind, habe ich auch im Fettgewebe gesehen. Sie lagen theils am Rande, theils inmitten grosser Fetttropfen: dass Fett hatte sich vielfach strahlig retrahirt, wie das Colloid eines Schilddrüsenfollikels. Niemand wird eine derartige Erscheinung für etwas anderes als für ein Kunstproduckt halten.

Die angeführten Gründe berechtigen wohl zu der Hoffnung, dass durch sie die Artefactennatur der Vacuolen endgültig sichergestellt sei. Durch diese Auffassung erklärt sich ihre absolute Unfärbbarkeit und die Unmöglichkeit, in ihnen Structuren zu finden. Mir ist es auch nie gelungen, an ihnen eine Membran zu ent-

decken. Die gegentheiligen Angaben von Andersson muss ich für irrthümliche halten.

Anderweitiger Inhalt der Follikel.

Von fremdartigen Einschlüssen kommen im Follikelinhalt Epithelzellen resp. deren Reste und Blutkörperchen vor. In der Drüse ganz junger Thiere sind Einschlüsse sehr selten; der Grund hiervon ist wohl darin zu suchen, dass die Processe, welche ihr Auftreten bedingen, besonders erst in der ausgebildeten Drüse zur Geltung kommen. Unter den zelligen Einschlüssen kann man dreierlei Formen unterscheiden:

1. Normale Epithelzellen, die in toto aus dem Epithel in das Follikellumen ausgestossen worden sind; unter ihnen sieht man öfters noch recht gut erhaltene Zellen, meist jedoch finden sie sich in den verschiedensten Stadien der Resorption. Letztere kann ganz genau verfolgt werden: erst verliert die Zelle ihre eckige Form und wird rundlich oder oval, dann verliert das Protoplasma allmählich seine körnige Beschaffenheit, der Kern verliert seine Form, löst sich auf, und endlich sieht man nur noch eine heller gefärbte Scheibe im dunkleren Colloid, bis auch diese sich auflöst, und die Zelle nun ganz im Follikelinhalt aufgegangen ist. Bei diesem Vorgang ist die Quellung der Zelle zu einer rundlichen Masse charakteristisch und ebenso, dass sich der ganze Vorgang in dieser Kugel abspielt und erst, wenn der Auflösungsprocess in ihr beendigt ist, die Vermischung mit dem Follikelinhalt vor sich geht. Bilder, die man während der Entwicklung dieses Processes zu sehen bekommt, können vielleicht in gewissen Fällen zur Annahme geführt haben, dass es sich hierbei um Vacuolen mit Inhalt handele. Freilich ist der Inhalt dabei stets gefärbt, aber zuweilen sehr gering; es scheint, als ob die Quellung der Zelle ihre Färbbarkeit wesentlich herabsetzt. Stets sind es Hauptzellen, die auf diese Weise verändert werden, ausgestossene Colloidzellen habe ich niemals gefunden. Für Epitheltrümmer der geschilderten Art möchte ich die Bildungen halten, die in den Figg. 3 u. 4 (Taf. XII) wiedergegeben sind. Die Zellreste liegen hier in vacuolenartigen Räumen, die wohl erst als durch das Hineingerathen der Zellen in den Follikelinhalt entstanden zu denken sind.

2. Epithelreste, die von zerfallenem Follikelepithel her-

stammen. Hierbei handelt es sich wohl immer um Schmelzung des Epithels, wobei dann die Trümmer in das Follikellumen gerathen. Im Gegensatz zu dem oben geschilderten Process der Ausstossung von normalen Zellen sind hier die Zellen schon hochgradig verändert, wenn es zum Bruch der Follikelwand kommt. Daher gestaltet sich nun das Bild auch wesentlich anders: im Follikelinhalt sieht man meist eine ganze Anzahl von tief dunkel tingirten zakigen und geschrumpften Kernen, theilweise noch in Verbindung mit den Resten geschrumpfter colloider Zellen. Während es sich bei der Resorption der normalen ausgestossenen Zellen um eine Umwandlung und Auflösung in der Zelle selbst, und dann erst um eine Vermischung mit dem Colloid handelt, handelt es sich bei diesem Vorgang nur um einen weiteren Zerfall von schon dem Colloid assimilirten fremdartigen Bestandtheilen. Auch ganz isolirte Kerne kommen vor; sie stammen wohl meist ebenfalls aus Schmelzungsherden her.

3. Ausser den erwähnten Einschlüssen kommen noch Blutkörperchen im Follikelinhalt vor, und zwar habe ich sie in der normalen Drüse nur da gesehen, wo Schmelzung des Epithels nachzuweisen oder zu vermuthen war. Ich glaube daher mit Langendorff, dass ihr Vorkommen stets durch Hämorrhagieen bedingt ist.

Krystalle habe ich in über fünfzig verschiedenen von mir untersuchten Drüsen niemals finden können. Auch die frische menschliche Drüse eines Hingerichteten enthielt nichts dergleichen.

Der Secretionsvorgang in der Schilddrüse.

Es ist nicht meine Absicht, hier alle die Ansichten, die bisher über den Secretionsmodus in der Schilddrüse geäussert sind, zu besprechen. Ich werde mich vielmehr auf die Kritik der neuesten und wichtigsten unter ihnen beschränken. Meine Untersuchungen bezweckten in erster Linie, die Absonderungswege der Drüse kennen zu lernen. Dazu versuchte ich zunächst die sogenannte „physiologische Injection“ von Farbstoffen und anderen leicht kenntlichen Substanzen, von denen man vielleicht annehmen durfte, dass sie, wie durch andere Drüsen, so auch durch die Schilddrüse zur Ausscheidung gelangen. Soviel ich weiss, liegen bisher Erfahrungen darüber nicht vor. Zweitens habe ich versucht, durch experimentelle Eingriffe mikrosko-

pische Veränderungen in der Schilddrüse zu erlangen, die auf eine gesteigerte secretorische Thätigkeit der Drüse bezogen werden könnten. Angeregt wurde ich zu diesen Experimenten durch die in neuester Zeit von verschiedenen Autoren angestellten Versuche, künstlich die Drüse zu gesteigerter Thätigkeit zu reizen und die dadurch enstandenen Veränderungen mikroskopisch zu untersuchen.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass gewisse Gifte, die in anderen Drüsen die Absonderung steigern, auch in der Schilddrüse analoge Veränderungen hervorbringen könnten, hat zuerst v. Wyss (21) Pilocarpin angewandt. Er berichtet über seine Resultate Folgendes: „Werden nun die Thiere mit Pilocarpin vergiftet und, während die Vergiftungserscheinungen auf der Höhe stehen, ihre Schilddrüsen exstirpirt, so zeigen sich dieselben schon makroskopisch verändert, ungemein prall, turgescent, von dunkelrother Färbung, die Gefässe strotzend gefüllt. Zerlegt man solche Drüsen nach der Härtung in Serienschnitte, die man in bekannter Weise combinirt färbt, so zeigten diejenigen Drüsen, die vollständig vascularisirt und in Thätigkeit waren, an den pilocarpinisirten Thieren eine ausserordentliche Steigerung der Secretion. Ihre Zellen waren voluminöser, die Kerne etwas undeutlicher. Die von den Gefässen abgewendete Seite der Zellen lief in längere Spitzen aus, die mit centralen Colloidmassen verschmolzen waren. Der zwischen diesen Spitzen zweier benachbarter Zellen gebildete Raum war ausgefüllt durch glänzende helle Kugeln einer anscheinend flüssigen Masse. Im Centrum der im übrigen ganz blassrosa gefärbten Colloidmasse befand sich sehr oft ein mit Safranin dunkelroth sich färbender, offenbar älterer Colloidkern."

Hürthle (8) hat in anderer Weise die Thätigkeit der Schilddrüse zu steigern versucht. Electrische Reizung der Nervi laryngei blieb ohne Erfolg; dagegen liessen sich nach Exstirpation der einen Schilddrüse und Resection von zwei Drittheilen der anderen im liegengebliebenen Rest nach einigen Tagen Veränderungen erzielen, die er als Secretionserscheinungen auffasst. Aehnliche Resultate erhielt er nach Unterbindung des Gallenganges, sowie nach Vergiftung mit Toluylendiamin. Nach solchen Eingriffen findet er in dem zurückgebliebenen Drüsenrest oder in der vergifteten Drüse an vielen Stellen Auftreten von Colloid-

tropfen in den Epithelzellen, „runde Massen, welche sich durch ihr homogenes Aussehen vom Protoplasma deutlich abheben und dieselbe Farbenreaction geben, wie die Colloidsubstanz der Follikel. Mit letzterer haben sie auch das gemein, dass sie, in Sublimatlösung fixirt, Schrumpfungserscheinungen zeigen; sie sind nämlich meist von einem hellen Hof umgeben, der durch Schrumpfung entstanden sein muss, da er an Osmiumpräparaten fehlt. Die homogene Beschaffenheit dieser Tropfen, ihr Verhalten gegen die Fixirungsmittel und ihre Farbenreaction lassen keinen Zweifel darüber, dass man hier dieselbe Masse vor sich hat, welche den Inhalt der Follikel bildet (S. 8).“ In der nicht gereizten Drüse fand er Colloidtropfen nur sehr selten; er schliesst daraus, dass durch Reizung der Schilddrüse die Production des Colloids im Epithel lebhafter wird, dass sie die gleichförmige Abfuhr an vielen Stellen überwiegt, und daher sich Colloid in Tropfen in verschiedenen Zellen ansammelt. Die Abfuhr geschieht durch Schmelzung des Epithels und Durchbruch in einen Lymphraum oder aber, und das ist das gewöhnlichere, durch Intercellulargänge. Unter diesen Intercellulargängen versteht Hürthle homogene, ebenso wie das Colloid sich färbende, mehr oder weniger feine Linien zwischen den Hauptzellen, die er für mit Colloid angefüllte Spalten in der Epithelwand hält. In der gereizten Drüse hat er diese Gewebslücken in grösserer Zahl als in der ruhenden gesehen.

Andersson (1) hat, wie von Wyss, mit Pilocarpin experimentirt. Er injicirte jungen Kaninchen und Katzen während einer Stunde in mehreren Dosen zusammen 8—10 mgr Pilocarpin subcutan, worauf die Thiere getödtet wurden. Als Controllthier diente ein annähernd gleich beschaffenes Thier desselben Wurfes. Ferner injicirte er jungen Kaninchen 2—6 mgr Pilocarpin subcutan und tödtete sie nach einer Viertelstunde bis nach vier Stunden. In allen diesen künstlich gereizten Drüsen fand er Veränderungen, die er der durch das Pilocarpin gesteigerten Secretionsthätigkeit der Drüse zuschreibt. In den ruhenden Follikeln sind die Zellen vom Follikelinhalt durch gerade Linien scharf abgegrenzt. Die Filarmasse ist in mit der Zellenlängsachse parallelen Zügen angeordnet; der Kern liegt im peripheren Theil und hat ein, seltener zwei Nucleolen. Nach Einwirkung von Pilocarpin werden die Zellen höher, ihr centraler Theil schwillt an und ragt kuppel-

förmig ins Lumen. Flächenschnitte von solchen Partieen hält Andersson für die Reticula, die Zeiss, Baber und Langendorff beschrieben haben. Ferner ändert sich bei beginnender Thätigkeit das Aussehen der Filarmasse: die Anordnung in parallelen Zügen verschwindet, in den Kuppen der Zellen sammelt sich eine unfärbbare Flüssigkeit an, welche die Stränge auseinanderdrängt. Diese Flüssigkeitsansammlungen nehmen das Aussehen von Vacuolen an und wandern weiter gegen das dem Lumen zugekehrte Ende der Zelle, lösen sich schliesslich von deren Kuppe ab und bilden die „Vacuolen". Dieses Secret nennt er seiner Unfärbbarkeit wegen „das chromophobe Thyreoidalsecret". Die chromophoben Bläschen sind meist von einer körnigen Membran umschlossen. Während der Bildung und Ausstossung dieses Secretes ist der Kern der Zelle gegen das Lumen gewandert, so dass er in der Mitte zwischen Membrana propria und Spitze der Zellkuppe zu liegen kommt. Während der Ausstossung des chromophoben Secretes treten im Zellkörper kleine, wie das Colloid stark färbbare Kügelchen auf: „das chromophile Thyreoidalsecret". Sie wachsen allmählich und lagern sich im centralen Theil der Zelle. Sie sind von einem lichten Hof umgeben, so dass es aussieht, als ob sie in ein chromophobes Bläschen eingeschlossen wären. Wenn sie eine gewisse Grösse, 2—4 μ, erreicht haben, werden sie ins Lumen ausgestossen. Dort mischen sich die beiden Secretformen: das chromophobe Secret wirkt lösend auf die chromophilen Kügelchen, diese werden zackig und fliessen schliesslich zu einer feinkörnigen schwach färbbaren Masse oder zu hyalinem Secret zusammen. Nach Ausstossung des Secretes kehrt die Zelle allmählich zu ihrem früheren Aussehen zurück; als Zeichen der Erschlaffung bleibt nur noch kurze Zeit eine zackige Contour des Kernes zurück.

Meine ersten Versuche an der Schilddrüse bezweckten, wie erwähnt, zu constatiren, ob der Nachweis einer Ausscheidung in der Drüse von in den Blutkreislauf eingeführten chemisch leicht nachweisbaren Substanzen möglich wäre. Wenn dies gelang, so durfte ich hoffen, die Absonderungswege sicherer, als es bisher möglich war, verfolgen zu können. Zu einem ersten Versuch injicirte ich einer zweimonatlichen Katze im Verlauf von einer Woche in kleineren Dosen zusammen 8 ccm einer 5% Ferro-

cymatriumlösung subcutan. Die Schilddrüse wurde in Alcohol, dem einige Tropfen Eisenchlorid beigefügt waren, fixirt und gehärtet und in mit HCl angesäuertem Glycerin untersucht; eine Blaufärbung des Follikelinhaltes war nicht nachzuweisen. Darauf habe ich eine Reihe von Versuchen mit Injection von indigschwefelsaurem Natron an Katzen und Kaninchen verschiedenen Alters angestellt. In Chloroformmarkose wurden zunächst, um einer allzuschnellen Ausscheidung des Farbstoffs durch die Nieren zuvorzukommen, beide Nieren im Hilus unterbunden oder auch exstirpirt; dann wurde die Vena jugularis peripher unterbunden und in den centralen Theil Indigkarminlösung injicirt. Die Versuche wurden nach jeder Richtung hin modificirt; es wurde Pilocarpin gleichzeitig angewandt, statt der Vena jugularis in gleicher Weise die Vena cruralis benützt, die Unterbindung der Nieren unterlassen, etc. Von der Injectionsmasse gelangten in jedem Fall 4—10 ccm einer concentrirten Lösung in den Blutkreislauf; die Injectionen wurden in kleinen Portionen in Zwischenräumen vorgenommen, um einen Collaps möglichst zu verhüten. In zwei weiteren Fällen, bei einer ausgewachsenen Katze und einem Kaninchen habe ich eine Resorption des Farbstoffs *von der Lunge aus* (v. Wittich) zu bewirken versucht: in Chloroformnarkose wurden die Thiere tracheotomirt; in der rechtwinklig nach oben abgebogenen Luftröhrenkanüle wurde ein kleiner Trichter befestigt, in den aus einer über ihm befestigten Bürette langsam eine starke Indigcarminlösung tropfte. Auf diese Art brachte ich in die Lunge der Katze während zweier Stunden 38 ccm Farbstoff, in die des Kaninchens während dreier Stunden sogar 80 ccm. Endlich habe ich, von der Voraussetzung ausgehend, dass die Secretion in der Schilddrüse möglicherweise nur langsam vor sich gehe, ein und demselben Thiere in grösseren Zwischenräumen mehrere Dosen Indigcarmin unter die Haut gespritzt; so injicirte ich einer zweimonatlichen Katze innerhalb einer Woche 22 ccm Indigcarmin subcutan, täglich 2—4 ccm. Nach jeder Einspritzung blieben Haut und Schleimhäute mehrere Stunden lang intensiv gefärbt. In allen diesen Fällen, sei es, dass es sich um intravenöse oder pulmonale, oder subcutane Injection handelte, sei es, dass der Farbstoff schnell, sei es, dass er langsam beigebracht wurde, war zwar makroskopisch eine mehr oder weniger intensive Färbung der Drüse zu constatiren,

mikroskopisch aber konnte ich keine Ausscheidung des Farbstoffes in der Drüse nachweisen. Wenn auch in manchen Fällen eine leichte Bläuung des Follikelinhaltes unzweifelhaft war, so war sie doch nur so gering, dass sie durch eine Imbibition von den Blutgefässen her erklärt werden musste. Es ist selbstverständlich, dass ich auf eine möglichst gute Fixirung des etwa ausgeschiedenen Farbstoffs geachtet hatte. Die Drüsen kamen sofort nach der Tödtung der Thiere oder aus dem lebenden Thier in absoluten Alcohol. In einigen Fällen wurden vorher ihre Blutgefässe von der Carotis aus mit Alcohol ausgespritzt.

Nach diesen Misserfolgen wendete ich mich zu meiner zweiten Aufgabe, indem ich versuchte, nach dem Vorbild von Wyss' und Andersson's durch Pilocarpin die Drüsen zur verstärkten Absonderung anzuregen. Ich habe drei Katzen und fünf Hunden je 10—120 mgr Pilocorpin injicirt; kleine Dosen hatte ich schon bei meinen früheren Versuchen ohne Erfolg angewandt. Zur Controlle wurde stets vor der Injection die eine Drüse möglichst schonend exstirpirt. Ein gleichaltriges Thier, wenn es auch aus demselben Wurf stammt, als Controllthier zu benutzen, ist unmöglich; ich habe mich mehrfach davon überzeugen können, dass Drüsen von Thieren desselben Wurfes sehr verschieden sein können; ich möchte noch weiter gehen und sagen, keine Schilddrüse eines Thieres ist genau ebenso, wie die eines anderen. Die theilweise colossale Speichelsecretion der Versuchsthiere zeigte, dass das Pilocarpin seine volle Wirkung entfaltet hatte. Nach einer halben Stunde bis nach vier Stunden wurden die Thiere getödtet, die Drüsen dann in ganz gleicher Weise wie die der Controllthiere in Osmiumessigsäure fixirt und in derselben Weise weiter behandelt, wie dies oben geschildert ist. Nie habe ich aber einen Unterschied zwischen der pilocarpinisirten und der Controlldrüse gefunden, geschweige denn die von Andersson behaupteten Veränderungen in der Pilocarpindrüse constatiren können. In beiden Drüsen findet man, falls das Stück klein genug ist, überhaupt keine Vacuolen, in den grösseren Stücken findet man bei beiden in den Randpartieen keine, im Centrum dagegen gleich reichliche Vacuolen, die Zellen sehen bei der einen ganz genau so wie bei der andern aus; auch die peinlichste Untersuchung hat mir nicht

den geringsten Unterschied offenbart. Colloidkügelchen in den Zellen habe ich in beiden überhaupt sehr selten gefunden; ich habe viele Präparate durchmustert, ehe ich solche Gebilde erkennen konnte. Das von Andersson urgirte kuppenförmige Hervorragen des Zellrandes habe ich gerade an einer Controlldrüse am schönsten beobachten können; es ist dies sicher keine Secretionserscheinung, sondern es kommen solche Formen neben platten, kubischen, cylindrischen etc. Zellen ganz gewöhnlich vor. Ich kann also Andersson in Bezug auf die Wirkung des Pilocarpins ebensowenig beistimmen, wie in Bezug auf die Deutung der Vacuolen.

Mit mehr Glück habe ich die Exstirpations- und Resectionsversuche Hürthle's wiederholt; freilich bin ich dabei zu einem etwas anderen Resultat gekommen. Wie Hürthle, so habe auch ich leider nur zwei Versuche aufzuweisen, die aber in ihren Ergebnissen so gut übereinstimmen, dass ich sie in Verbindung mit den Befunden Langendorff's und meinen eigenen sonstigen Untersuchungen für geeignet halten darf, die Bedeutung der Colloidzellen für den Absonderungsvorgang in der Drüse sicher zu stellen. Einem zweimonatlichen Hunde wurde die eine Drüse ganz exstirpirt, die andere zu $^2/_3$ resecirt; das obere Drittel blieb erhalten; die Wunde heilte per primam. Einem anderen Hunde desselben Wurfes wurde die eine Drüse exstirpirt, die andere unberührt gelassen; auch hier trat prima intentio ein. Nach sieben Tagen wurde der Drüsenrest, resp. die zweite, noch intacte Drüse entfernt und in Osmiumessigsäure fixirt. Die zuerst exstirpirten Drüsen dienten zur Controlle. Die mikroskopische Untersuchung ergab in beiden Fällen den Controlldrüsen gegenüber eine ganz beträchtliche Vermehrung der Colloidzellen. Es ist dies aber auch der einzige Unterschied zwischen den verschiedenen Schnitten gewesen. Ob die Lymphräume stärker gefüllt waren, kann ich nicht angeben, da ich nur kleine Stückchen fixirt hatte, um eine möglichst gute Fixation zu erzielen. Vacuolen, sowie ein reichliches Auftreten von Colloidkugeln in den Epithelzellen habe ich auch in diesen Drüsen vermisst. Mit der Zunahme der Colloidzellen ist auch eine Zunahme der von Hürthle als Intercellulargänge beschriebenen Gebilde verbunden. Ich habe schon bei der Besprechung der Colloidzellen erwähnt, dass

Querschnitte, die die strahligen Fortsätze der Colloidzellen treffen, die man auf Flächenschnitten so häufig sieht, zwischen den Hauptzellen einen mehr oder weniger feinen colloiden Streifen erkennen lassen. Meiner Meinung nach sind dies die Gebilde, die Hürthle für Intercellulargänge hält, und ich hätte mich sehr gewundert, wenn bei der bedeutenden Vermehrung von Colloidzellen in der gereizten Drüse sich nicht auch diese Streifen vermehrt hätten. So würden sich also auch die Hürthle'schen Befunde erklären.

Fasse ich diese letzten Ergebnisse und die früheren Untersuchungen zusammen, dann lässt sich jetzt der Secretionsvorgang etwa folgendermaassen schildern: Das Secret der Schilddrüse wird in den Epithelzellen gebildet. Durch die Bildung des Secretes in der Zelle wird die Zelle stärker tingirbar, ihr Inhalt homogener, es entsteht aus ihr eine Colloidzelle, und zwar beginnt der Process in dem dem Lumen zugekehrten Theil der Zelle. Colloidzellen sind secernirende Hauptzellen. Der Inhalt der Colloidzellen geht, wie wir annehmen müssen, in das Follikellumen über. Näheres über diesen Modus zu erfahren, ist mir nicht möglich gewesen; ebenso konnte ich nicht feststellen, ob die Colloidzellen dabei zu Grunde gehen oder nicht. Schon vorher hat die Zelle ihre Form allmählich verändert, vermuthlich durch zunehmende Concentration und Eindickung ihres Inhaltes und durch Abnahme ihrer Elasticität. Beim höchsten Grade der Veränderung stellt die Zelle nur einen schmalen, zwischen Hauptzellen sich eindrängenden Streifen dar, der leicht einen Intercellulargang (Hürthle) vortäuschen kann. Verschieden von dem eigentlichen Secretionsvorgang sind die Schmelzungsvorgänge, die ich für eine nothwendige Folge der durch die stete Secretion wachsenden Füllung der Follikel halte. Durch Schmelzung des Epithels entstehen in den Follikeln Durchbruchsstellen, die einerseits die Vereinigung verschiedener Follikel mit einander ermöglichen, andererseits einen Abfluss des Secretes in die Lymphräume gestatten. Andere Wege, auf denen der Inhalt der Follikel in die oft reichlich mit ihnen angefüllten Lymphgefässe gelangt, haben sich bisher nicht nachweisen lassen.

Embryonalgewebe und Thymusgewebe in und an der Schilddrüse.

Eine zufällige Beobachtung veranlasste mich, auch den unentwickelten Theilen in der Schilddrüse, sowie dem Thymusgewebe in derselben und im Zusammenhang mit derselben meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Leider erlaubte es mir die Zeit nicht, die Untersuchungen über diese interessanten Theile so weit auszudehnen, wie es wünschenswerth gewesen wäre; ich halte aber den Zweck meiner kurzen Erörterungen nicht für verfehlt, wenn sie Anregung zu weiterer, insbesondere entwickelungsgeschichtlicher Untersuchung geben würden. Bei der Besprechung der einschlägigen Literatur will ich mich an die Arbeit von A. Kohn (10) halten, der ich in dieser Beziehung nur wenig beizufügen habe.

Der äussere und der innere Embryonalrest der Schilddrüse.

Schon Virchow (19) beschreibt an der Schilddrüse erbsengrosse rundliche Knoten, die durch loses Bindewewebe mit der Drüse zusammenhängen und eher wie kleine Lymphdrüsen als wie Theile der Schilddrüse aussahen.

Die erste genauere Untersuchung über diese Gebilde verdanken wir Sandström (24)[1]), der dieselben als Glandulae parathyreoïdeae beschrieb. Er fand diese kleinen Drüsen als paarige Körperchen der Schilddrüse anliegend, bei allen fünfzig von ihm untersuchten menschlichen Leichen, ausserdem bei Hund, Katze, Pferd, Ochs und Kaninchen. Das mikroskopische Bild zeigte entweder eine einzige zusammenhängende Zellenmasse, durchzogen von einem ziemlich dichten Capillarnetze, oder netzartig mit einander zusammenhängende Zellbalken, zwischen denen Bindegewebe und Blutgefässe verliefen, oder endlich Zellen, die zu mehr oder weniger zahlreichen Klümpchen „Follikeln“ vereinigt waren. Alle drei Formen können in derselben Drüse vereinigt sein.

Baber (2) hat „undeveloped portions“ beim Hunde untersucht und abgebildet; sie bilden einen gesonderten Körper, der

1) citirt nach Kohn.

durch eine bindegewebige Kapsel von der Schilddrüse getrennt ist. Dieser Körper besteht aus einer soliden Masse von Zellsträngen, die nach allen Seiten hin gewunden und verflochten sind; zwischen ihnen verlaufen Blutgefässe und wahrscheinlich einige Lymphgefässe: „These „„cylinders““ are composed of cells resembling epithelial cells, columnar or cubical in shap, those on the surface of the cylinder, next to the capillaries, being arranged at right angles to those vessels“ (S. 601). In seltenen Fällen fand er einen Kanal in den Zellsträngen. Auch bei der Katze hat er unentwickelte Theile gesehen; bei ihr sind die Zellstränge weniger gewunden, als beim Hund und erscheinen mehr parallel verlaufend. Innerhalb der Schilddrüse hat er ähnliche unentwickelte Theile gesehen, die aber regelmässig in gewöhnliches Drüsengewebe übergingen.

Rogowitsch (16) hält die sich in den Schilddrüsen findenden Haufen von embryonalem Gewebe für Ersatzmaterial der Drüse. Er sagt: „Encore quelques mots, des restes embryonaires, qui se trouvent dans chaque glande thyroïde chez les jeunes comme chez les adultes; ils représentent des petits lobes nettement limités du reste du tissu de la glande et répondent par leur structure, suivant l'âge de l'animal à différéntes phases du développement de la glande thyroïde. Leur transformation définitive en véritables follicules se fait, à ce qu'il paraît, très longtemps après la naissance, lorsque selon toute probabilité les autres modes de croissance de la glande sont déjà épuissés.“

Gley (6) hat sich mit der physiologischen Bedeutung der Parathyreoïdeae Sandströms (24) befasst, die er Glandules thyroïdiennes nannte; er hat geglaubt, ihnen die Bedeutung als Ersatzorgane für die verloren gegangene Hauptdrüse zuschreiben zu dürfen. Mikroskopische Belege hierfür habe ich in seinen wesentlich experimentellen Arbeiten nicht finden können. Ganz entgegengesetzte Resultate wie er erhielten Moussu (12) und Hofmeister (7); sie legen daher der Parathyreoidea lange nicht den Werth bei, den Gley ihnen giebt. Hofmeister stellt einen solchen sogar ganz in Abrede; er konnte nach der Exstirpation der Hauptdrüsen in den zurückgebliebenen Parathyreoïdeae keine Weiterentwicklung constatiren.

Cristiani (5) bestätigt das constante Vorkommen der Glandules thyroïdiennes bei Ratte, Haus- und Feldmaus.

Hürthle (8) schliesst sich in seiner Beschreibung des unentwickelten Gewebes ganz Baber (2) an. Er hält es wie Rogowitsch für Reservematerial der Schilddrüse.

Zielinska (23) findet beim Hunde den äusseren Embryonalrest constant, den inneren zuweilen.

In neuester Zeit hat sich A. Kohn (10) sehr eingehend mit den embryonalen Theilen der Schilddrüse beschäftigt. Er findet in der Schilddrüse constant an zwei Stellen embryonales Gewebe: erstens ausserhalb der Thyreoïda bei allen bis jetzt untersuchten Säugethieren ein paariges Körperchen, die Parathyreoïda Sandström's, oder die Glandules thyroïdiennes Gley's; zweitens im Innern der Schilddrüse beim Hunde, Kaninchen und der Katze einen ähnlichen Haufen unentwickelten Gewebes. Erstere bezeichnet er als äussere, letzteres als inneres Epithelkörperchen. Das äussere Epithelkörperchen „ist ein constantes, paariges Organ und liegt meist der Aussenfläche der Seitenlappen lose an, ohne mit dem Drüsengewebe in directen Zusammenhang zu treten. Es besteht aus einem Netzwerk zusammenhängender epithelialer Zellbalken und dazwischen gelagerten gefässführenden Bindegewebsepten (S. 413)". Kohn (10) bestreitet eine eventuelle Ersatzfunction des Epithelkörperchens für die Schilddrüse, weil er in ihm nie typisches Drüsengewebe und Colloid gefunden hat. Auch lässt er es als Bildungsmaterial nicht gelten, weil er keine Verbindung desselben mit der Schilddrüse finden konnte. Vielmehr hält er das äussere ebenso wie das innere Epithelkörperchen und die später zu besprechenden Thymusläppchen für „rudimentäre Organe, die selbständigen, in der Nähe der Ursprungsstätten der Thyreoïdea und Thymus gelegenen Anlagen ihre Entstehung verdanken, und erst secundär in so innige räumliche Berührung zur Schilddrüse treten (S. 414.)". Das innere Epithelkörperchen liegt stets im Schilddrüsengewebe und geht regelmässig ausgedehnte Verbindungen mit ihm und dem benachbarten Thymusläppchen ein. Seine Structur ist dieselbe, wie die des äusseren Epithelkörperchens, nur ist es kleiner und nicht vollständig gegen seine Umgebung abgekapselt.

Auch ich habe den äusseren Embryonalrest (s. Fig. 9 Taf. XII äu. E.) bei der Katze und beim Hunde constant angetroffen. Meist kann man ihn schon makroskopisch als flache, hellere Linse, der hinteren Fläche der Schilddrüse aufsitzend wahrnehmen.

Bei der Katze ist er meist nur so lose durch Bindegewebe mit der Schilddrüse verbunden, dass er sich leicht abpräpariren und isolirt untersuchen lässt. In anderen Fällen liegt er in einer muldenförmigen Vertiefung der Hauptdrüse, immer aber liegt ein Theil desselben frei der Kapsel der Drüse an; niemals habe ich ihn ganz von Schilddrüsengewebe eingeschlossen gesehen. Beim Hunde liegt der Embryonalrest oft so eingekeilt in der Drüse, dass man ihn auf vielen Schnitten ganz von Follikeln umgeben sieht; Serienschnitte zeigen aber, dass er auch in diesem Falle an irgend einer Stelle direct der Aussenkapsel anliegt. Er ist von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, und ich habe bei der Katze nie eine andere Verbindung desselben mit der Hauptdrüse sehen können, als an einzelnen Stellen durch Blutgefässe und bindegewebige Stränge, die in die Septa der Linse durch die Bindegewebskapsel drangen; beim Hunde habe ich kleine mit Colloid gefüllte Lymphgefässe wahrnehmen können, die zusammen mit den Blutgefässen austraten und offenbar mit den Lymphräumen der Schilddrüse communicirten. Das mikroskopische Bild eines Querschnittes durch den äusseren Embryonalrest der Katze zeigt uns ein Netzwerk von Zellsträngen, das nur hier und da durch bindegewebige Septa oder Blutgefässe unterbrochen wird. Die Zellcontouren sind nicht immer deutlich wahrzunehmen; die Zellkerne zeigen deutlich einen epithelialen Charakter; sie sind länglich oder rund, mit einem oder zwei Kernkörperchen, und unterscheiden sich in nichts von den Kernen des fertigen Schilddrüsengewebes. Am äussersten Rand des Embryonalrestes bilden die Zellen mit ihren radiär gestellten länglichen Kernen eine einfache Zellreihe, die wie ein Pallisadenzaun der Kapsel derselben aufsitzt. Ueberall wo ein Blutgefäss und Bindegewebestrang sichtbar ist, bilden auch hier die Zellen in derselben charakteristischen Weise einen einfachen Zellwall. Eine Weiterentwicklung dieses Gewebes zu Follikeln, oder Bildung von Colloid habe ich bei der Katze nicht sehen können.

Anders verhält es sich mit dem äusseren Embryonalrest des Hundes. Hier finden wir, wie es mir scheint, eine höhere Entwicklungsstufe des Embryonalgewebes. Eine Unmasse von Septa gliedern dasselbe zu Zellhaufen und Zellsträngen; die Zellhaufen stellen nicht ungeordnete Massen von Zellen dar, letztere sind vielmehr mehr oder weniger concentrisch um einen

Mittelpunkt geordnet, in dem man nicht selten ein kleines Lumen oder einen Fleck, der wie Colloid aussieht, beobachten kann. Das ganze Gewebe macht den Eindruck, als habe es die Tendenz zu weiterer Differenzirung. In einem Präparat fand ich einen vollständig ausgebildeten Follikel mit einfacher Zellwand und beträchtlichem Lumen, in dem wenig feinkörniges Secret und offenbar Reste zerfallener Zellen zu sehen waren. Unter den Zellen findet man häufig stärker gefärbte, namentlich unter denjenigen, die im Mittelpunkt der Zellhaufen liegen; auch sieht man nicht selten ausgesprochene Colloidzellen. In den Septa erkennt man weitere und engere Räume, deren Inhalt dieselbe Reaction zeigt wie das Colloid; ich möchte sie daher für Lymphgefässe halten.

Der innere Embryonalrest scheint bei der Katze auch constant vorzukommen; er liegt immer innerhalb der Drüse und ist nicht so streng abgekapselt, wie der äussere Embryonalrest. Stets fehlt an einer grösseren oder kleineren Stelle die bindegewebige Kapsel, und das embryonale Gewebe geht hier in gewöhnliches Schilddrüsengewebe über. Die histologische Structur desselben ist bei der Katze die gleiche, wie die des äusseren Embryonalrestes. Beim Hunde fehlt mir ein genügendes Material, um über diesen Punkt ein definitives Urtheil zu geben. An der Drüse eines etwa einmonatlichen Hundes aber, von der ich eine vollständige Schnittserie besitze, fiel analog dem inneren Embryonalrest der Katze ein ähnliches Gebilde auf, das genau dieselbe Structur zeigte, wie der vorhin beschriebene äussere Embryonalrest des Hundes. Nur war er, wie dieser, vollständig abgekapselt, und ich konnte kein Fehlen der umhüllenden Membran und Uebergehen des embryonalen Gewebes in das umgebende Schilddrüsengewebe constatiren. Dagegen ist die Zahl der Blut- und Lymphgefässe führenden Septa, die mit letzterem communicirten, eine sehr grosse.

Aus der vollständig gleichen Structur des äusseren und inneren Embryonalrestes schliesse ich, dass wir es bei beiden mit dem gleichen Gewebe zu thun haben. Aus der Structur dieser Gebilde beim Hunde und den Schilderungen und Abbildungen von der Entwicklung der Schilddrüse, wie sie uns Wölfler (20) in seiner unanfechtbaren Arbeit giebt, erscheint die Annahme vollständig gerechtfertigt, dass es sich hierbei um embryonales Schilddrüsengewebe handelt, das zur Umwandlung in functionirendes

Drüsengewebe fähig ist. Wieweit diese Fähigkeit ausgenützt wird, und ob sie im Stande ist, die Function untergegangener Schilddrüsentheile zu ersetzen, müssen weitere experimentelle, von mikroskopischen Untersuchungen begleitete Forschungen lehren. Wieder aus den Schilderungen Wölfler's und dem Vergleich des Embryonalrestes der Katze mit dem des Hundes drängt sich mir die Ueberzeugung auf, dass der Embryonalrest der Katze ebenfalls aus unentwickeltem Schilddrüsengewebe besteht, das auf einer früheren Stufe der Entwicklung stehen geblieben ist, als der des Hundes.

Thymusgewebe in der Schilddrüse und im Zusammenhang mit derselben.

Die ersten bestimmten Angaben und Untersuchungen über das Vorkommen von echtem Thymusgewebe in und an der Schilddrüse stammen von A. Kohn (10). Vor ihm erwähnt Köl liker (9) unter seinen „räthselhaften Organen", dass er an der Schilddrüse von Kaninchenembryonen Thymusläppchen fand. Baber (2) sagt (S. 602): „Masses of lymphoid tissue have been observed in the thyroid glands of Kitten and Pigeon." Auch Lupò fand lymphadenoide Knoten in der Schilddrüse, ebenso wie Zielinska (23), die bei Beschreibung des Embryonalrestes sagt (S. 192): „(Die Embryonalreste) sind nicht zu verwechseln mit kleinen runden Anhäufungen von Lymphkörperchen, die ich gelegentlich fand, die nicht scharf begrenzt sind, in deren peripherischen Partieen noch Drüsenbläschen sich finden. In einzelnen grösseren war das Centrum nekrotisch, über ihre Bedeutung bin ich wegen der Dicke der Schnitte nicht ins Klare gekommen, doch schien mir im Centrum eines solchen Herdes eine kleine Nematode zu liegen." Kohn gebührt das Verdienst, die Bedeutung dieses lymphadenoiden Gewebes zuerst richtig erkannt zu haben. Er schildert dasselbe folgendermaassen (S. 400): „Bei der Untersuchung der Schilddrüse sowohl junger als auch völlig erwachsener Katzen wird man von dem Vorkommen ansehnlicher Mengen lymphadenoiden Gewebes überrascht. Dasselbe ist unzweifelhaft als Thymusgewebe zu deuten. Es zeigt die characteristische Anordnung dieses Organs in Läppchen, die allerdings nur in sehr geringer Zahl auftreten. An jedem einzelnen Läpp-

chen lässt sich ganz deutlich Rinden- und Marksubstanz unterscheiden, concentrische Körperchen sind mit Leichtigkeit auffindbar: es fehlt keines von den die Thymus auszeichnenden Merkmalen." Kohn findet in der Regel zwei getrennt von einander gelegene Läppchen, die in ihrer Lage ganz dem äusseren und dem inneren Epithelkörperchen entsprechen, und die er daher auch das äussere und das innere Thymusläppchen nennt. Ebenso wie das innere Epithelkörperchen tritt auch das innere Thymusläppchen ganz regelmässig in directe Verbindung mit dem Schilddrüsengewebe, während andrerseits das äussere Epithelkörperchen, als ein ziemlich selbstständiges Knötchen der Schilddrüse nur äusserlich lose anliegt und nicht ins Innere derselben eindringt. Isolirte Thymusläppchen an der Schilddrüse fand er auch bei der Ratte und dem Hunde.

Beim Suchen nach einem ausführenden Lymphgefäss der Schilddrüse fand ich bei einem vierwöchentlichen Kätzchen beiderseits einen anscheinend soliden Strang, der die beiden Thyreoideae mit der herzförmig gezipfelten Thymus verband. Der Strang war ca. $2^1/_2$ cm lang und ca. 1 mm dick Makroskopisch sah es aus, als ob beiderseits die Stränge in die beiden Zipfel der Thymus endigten. Bei einem am selben Tage secirten Kätzchen desselben Wurfes fand ich genau dasselbe Bild. Die mikroskopische Untersuchung ergab: an das untere Ende der Schilddrüse, an das Follikelgewebe, schliesst sich ein aus echtem Thymusgewebe bestehender, solider Strang an (Fig. 10 Taf. XII). Thymusstrang und Schilddrüse sind von der gleichen bindegewebigen Hülle umgeben. Die Grenzlinie zwischen beiden Gewebsarten verläuft schräg und besteht aus einer feinen bindegewebigen Membran, zwischen die sich theilweise Fettgewebe einschliesst. Im Fettgewebe finden sich versprengte Schilddrüsenknötchen. An einen grossen Theil des Schilddrüsengewebes schliesst sich also direct, nur von einer dünnen Bindegewebeschicht getrennt, das characteristische Thymusgewebe an. Der Strang ist in einzelne Läppchen gegliedert, zeigt den typischen Unterschied zwischen Mark- und Rindensubstanz und eine Anzahl von concentrischen Körperchen die einen Zweifel an der Bedeutung des Gewebes gar nicht aufkommen lassen, zudem geht er direct in die Thymusdrüse über.

Durch diesen Fund gewann das Vorkommen von Thymus-

gewebe innerhalb der Schilddrüse erhöhtes Interesse. Ich habe deshalb bei einer Anzahl Katzen, den Angaben Kohn's entsprechend, nach dem äusseren und inneren Thymusläppchen gesucht. Das äussere Thymusläppchen habe ich bei allen Katzen gefunden. Es liegt stets in der Nähe des äusseren Embryonalrestes der Schilddrüse, durch eine bindegewebige Kapsel von letzterer getrennt (Fig. 9 Taf. XII äu. Th.); es kann aus einem einzigen Läppchen, das in bekannter Weise Mark-, Rindensubstanz und Hassal'sche Körperchen erkennen lässt, bestehen oder aus mehreren solchen Läppchen, die in einer gemeinsamen Kapsel liegen. Bei den vorhin erwähnten Kätzchen, die einen Verbindungsstrang zwischen Thyreoidea und Thymus hatten, fehlte das äussere Thymusläppchen. Ebenso bei einer fast ausgewachsenen ca. 3 Monate alten Katze, von deren linker Schilddrüse ein ca. 3 cm langer kolbig endigender Strang verlief, der auch aus Thymusgewebe bestand und sich in ganz gleicher Weise wie bei den zwei Kätzchen, an die Thyreoïdea anschloss.

Das innere Thymusläppchen Kohn's habe ich nicht immer finden können. Es ist, wenn vorhanden, wie der innere Embryonalrest nicht so scharf gegen seine Umgebung abgegrenzt und tritt regelmässig mit dem Schilddrüsengewebe in Verbindung.

Kohn fand bei einem acht Tage alten Kätzchen das äussere und innere Thymusläppchen „nicht wie sonst, getrennt, sondern beide hingen zusammen und bildeten so einen ansehnlichen Thymuskörper, der sich von der dem Oesophagus zugewendeten, hinteren Fläche der Seitenlappen tief in die Schilddrüse hinein erstreckte". Verbinden wir diese Angabe mit meinen Mittheilungen, dann ist eine directe Verbindung zwischen Thymusdrüse und äusserem und innerem Thymusläppchen in der Schilddrüse festgestellt, und wir können uns nunmehr jene bisher räthselhaften Vorkommnisse in der Schilddrüse erklären.

Schlussfolgerungen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1. Die Follikelmasse ist ein einheitliches Secret.
2. Die sog. Vacuolen in der Follikelmasse sind Schrumpfungserscheinungen, bedingt durch mangelhafte Fixation.
3. Pilocarpin wirkt nicht secretionsanregend auf die Schilddrüse.

4. Colloidkügelchen in den Epithelzellen sind bei Säugethieren sehr selten und vermehren sich nicht bei gesteigerter Secretion; man kann sie daher wohl nicht als gewöhnliche Secretionserscheinung ansehen.

5. Intercellulargänge, welche den Follikelinhalt mit den Lymphräumen verbinden, sind nicht nachweisbar.

6. Colloidzellen sind secernirende Hauptzellen.

7. Die Secretion in der Schilddrüse geschieht durch Umwandlung der Hauptzellen in Colloidzellen und vermuthlich durch Ausstossung des Inhaltes der letzteren in das Follikellumen. Durch Lücken in der Epithelwand, die durch Schmelzungsprocesse hervorgebracht werden, tritt der colloide Inhalt der Follikel in die Lymphwege der Drüse über.

8. In der Schilddrüse der Katze und des Hundes kommt constant ein äusserer Embryonalrest, vielleicht auch immer ein innerer Embryonalrest vor, die aus embryonalem Schilddrüsengewebe bestehen.

9. In der Drüse der Katze kommt constant Thymusgewebe vor; dieses ist wahrscheinlich der Rest einer ursprünglichen Verbindung zwischen Thymus und Thyreoidea.

Literaturverzeichniss.

(Es sind nur die Arbeiten angeführt, die citirt worden sind, genaue Literatur-Verzeichnisse über die Entwicklungsgeschichte der Thyreoidea finden sich bei Wölfler und A. Kohn.)

Nach Abschluss dieser Arbeit erschien eine aus dem Zieglerschen Laboratorium in Freiburg hervorgegangene Abhandlung von E. Bozzi, Untersuchungen über die Schilddrüse (Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. und zur allg. Pathologie. Bd. XVIII, Heft 1, S. 125, 1895). Trotz der vielen Berührungspunkte ihres Inhaltes mit dem meiner Untersuchungen habe ich es mir versagen müssen, diese Mittheilung noch im Texte zu berücksichtigen.

1. Andersson, Zur Kenntniss der Morphologie der Schilddrüse. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1894.
2. Baber, Contributions of the Minute Anatomy of the Thyroid Gland of the Dog. Philosophical Transactions of the R. Society of London. 1877. Vol. 166.
   Derselbe, Researches on the Minute Structure of the Thyroid Gland. Philos. Trans. 1882. Vol. 172.
3. Biondi, Beitrag zur Structur und Function der Schilddrüse. Referat in der Berliner klin. Wochenschrift, 1888. Nr. 47.

Derselbe, Contributo allo studio della glandola tiroide. Com. fatta alla VIII adunanza della Società Italiana di Chir. in Roma. Roma 1892.

4. Boéchat, Recherches sur la structure normale du corps thyroïde. Paris 1873.
5. Cristiani, Remarque sur l'anatomie et la physiologie des glandes et glandules thyroïdiennes chez le rat. Archives de physiol. norm. et pathol. 1893.
   Derselbe, Des glandules thyroïdiennes chez la souris et le campagnol. Ibid.
6. Gley et Phisalix, Sur la nature des glandules thyroïdiennes du chien. Comptes rendus de la soc. de biologie. T. V. Nr. 8. 1893.
   Gley, Contributions à l'étude des effets de la thyroïdectomie chez le chien. Archives de phys. norm. et path. 1892.
   Derselbe, Recherches sur la fonction de la glande thyroïde. Ibid.
   Derselbe, Effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Ibid.
   Derselbe, Nouvelles recherches sur les effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Ibid.
   Derselbe, Les résultats des la thyroïdectomie chez le lapin. Arch. de phys. norm. et path. 1893.
   Derselbe, Recherches sur le rôle des glandules thyroïdiennes chez le chien. Ibid.
7. Hofmeister, Zur Physiologie der Schilddrüse. Fortschr. der Medicin. Bd. X, Nr. 3 und 4. 1892.
8. Hürthle, Beiträge zur Kenntniss des Secretionsvorgangs in der Schilddrüse. Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 56.
9. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1855. 2. Aufl.
10. Kohn, Studien über die Schilddrüse. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXXIV.
11. Langendorff, Aeltere und neuere Ansichten über die Schilddrüse. Biol. Centralblatt. Bd. IX.
    Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Schilddrüse. Archiv für Anat. u. Phys. Physiologische Abtheilung. Suppl. 1889.
12. Moussu, Effets de la thyroïdectomie chez nos animaux domestiques. Comptes rendus Nr. 29. 1892.
13. Panagiotades, De glandulae thyreoïdeae structura penitiori. Diss. Inaug. Berlini 1847.
14. Peremeschko, Ein Beitrag zum Bau der Schilddrüse. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1867. Bd. XVII.
15. Podack, Beitrag zur Histologie und Function der Schilddrüse. Inaug. Diss. 1893. Königsberg i. P.
16. Rogowitsch, Sur les effets de l'ablation du corps thyroïde chez les animaux. Archives de phys. norm. et path. 1888.
17. Schwager-Bardeleben, Observationes microscopicae de glandularum ductu excretorio carentium structura de que earum functionibus experimenta. Diss. Berol. 1841.

18. Verson, Die Schilddrüse. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. I. Bd. 1871.
19. Virchow, Krankhafte Geschwülste. Bd. III.
20. Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse mit Rücksicht auf die Entwicklung der Kröpfe. Berlin 1880. Derselbe, Ueber die Entwicklung und den Bau des Kropfes. Archiv für klin. Chirurgie. Bd. XXIX. 1. Heft. 1883.
21. v. Wyss, Ueber die Bedeutung der Schilddrüse. Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte. 1889. 19. Jahrg., Nr. 6.
22. Zeiss, Mikroskopische Untersuchungen über den Bau der Schilddrüse. Inaug. Diss. Strassburg 1877.
23. Zielinska, Beiträge zur Kenntniss der normalen und strumösen Schilddrüse des Menschen und des Hundes. Virchow's Archiv Bd. 136, 1. Heft. 1894.
24. Sandström, J., Om en ny körtel hos menniskan och åtskilliga doggdjur. Upsala. Läkareförenings Förhandligar. 1880.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII.

Die Abbildungen sind mit der Oberhäuser'schen Camera gezeichnet.

Fig. 1 und 2. Kerntheilungsfiguren aus der Schilddrüse einer fünf Wochen alten Katze. Osm.-Essigs., Safranin. Leitz Object 7. Ausgezogener Tubus.

Fig. 3 und 4. Verschiedene Stadien von Resorption von Zellen in der Follikelmasse. Erwachsener Hund. Osmiumgemisch. Ehrlich-Biondi. Leitz hom. Immers. (Pantachromat 2 mm).

Fig. 5. Hauptzellen und Colloidzellen in verschiedenen Stadien. 8 Wochen alter Hund. Osm.-Essigs., Säurefuchsin. Leitz Object 7.

Fig. 6 und 7. Zwei Stellen aus einer Schnittserie von der Drüse eines 8 Wochen alten Hundes. In Fig. 6 sind an den einander zugekehrten Wandungen dreier Follikel Schmelzungsheerde, die in Fig. 7 zum Durchbruch gekommen sind. Osm.-Essigsäure, Säurefuchsin. Leitz Object 7 (auf die Hälfte reducirt).

Fig. 8. Colloidzellen im Flächenschnitt. Junger Hund. Osmium-Essigsäure, Säurefuchsin. Leitz Object 7, mit ausgezogenem Tubus.

Fig. 9. Aeusserer Embryonalrest (äu. E.) und äusseres Thymusläppchen (äu. Th.) einer fünf Wochen alten Katze; im Thymusläppchen ein concentrisches Körperchen. Osm.-Essigs., Safranin. Leitz Object 3 (auf $^2/_3$ verkleinert).

Fig. 10. Anfang des Verbindungsstrangs zwischen Schilddrüse und Thymusdrüse einer vierwöchentlichen Katze. Der Strang besteht aus Thymusgewebe; im unteren Theil ein concentrisches Körperchen. Osm.-Essigs., Safranin. Leitz Object 3 (auf $^1/_3$ verkleinert).

(Aus dem II. anatomischen Institut der Berliner Universität.)

Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala.

Von

Dr. **Raffaello Zoja** (Pavia).

Hierzu Tafel XIII und XIV.

Die Entwicklung von Ascaris megalocephala wurde in jüngster Zeit von zwei Autoren, Hallez und Boveri, studirt; die Beschreibungen, welche sie hierüber geben, beruhen auf verschiedenen Untersuchungsmethoden und sind auch dem Wesen nach sehr verschieden.

Hallez (9) benützte nur lebendes Material, indem er die Entwicklung des Eies selbst bis zur Bildung des Embryos verfolgte, wobei er Sorge trug, dass im beobachteten Eie keine Verschiebungen stattfinden, und glaubte schon, er habe das Mittel gefunden, nach Gutdünken die Entwicklung desselben aufzuhalten, als er die lange Beobachtung unterbrechen musste[1]). Auf diese Art meinte er die Genealogie der einzelnen Zellen feststellen zu können, und seine Resultate bieten beim ersten Anblick keinen geringen Anschein von Richtigkeit, um so mehr, da sie mit den von Götte über die Rhabditis nigrovenosa erlangten ziemlich gut übereinstimmen.

Boveri (6), der von der höchst interessanten, selbst entdeckten Thatsache, nämlich der Differenzirung einiger Kerne in den allerersten Stadien, ausging und konservirtes Material studirte, gelangte ebenfalls zur Feststellung der Genealogie jeder einzelnen Zelle, aber auf eine Art, die durchaus nicht mit der von Hallez angegebenen übereinstimmt. Seine Resultate wurden

1) Es sind nach Hallez acht oder zehn Tage erforderlich, um alle Phasen der Entwicklung zu beobachten, auch wenn man die Eier einer Temperatur von 20° bis 25° aussetzt.

in einer vorläufigen, von schematischen Zeichnungen begleiteten Mittheilung kurz dargelegt; die schon seit drei Jahren in Aussicht stehende ausführliche Abhandlung ist noch nicht erschienen.

Bei einer derartigen Verschiedenheit der Resultate und dem grossen Interesse einiger von Boveri erwähnten Thatsachen ist eine neue Untersuchung gerechtfertigt. Prof. O. Hertwig, dem ich meinen innigsten Dank ausspreche für die liebenswürdige Gastfreundschaft, die mir in seinem Berliner [1]) Laboratorium zu Theil wurde, sowie für den freigebigen Beistand an Rath und That, regte mich zu diesem Studium an, indem er den Werth der von Boveri unter dem Namen „Reduktionsprozess" beschriebenen Erscheinung hervorhob.

Material und Methode.

Die Askariden wurden mir vom Berliner Pferdeschlachthaus geliefert. Mein gewöhnliches Verfahren ist folgendes: nachdem die ganz frischen lebenden Thiere in physiologischer Kochsalzlösung geöffnet worden, ziehe ich den Uterus derselben heraus und binde mit einem Seidenfaden die gegen die Eileiter hin gerichteten Enden ab; lege die noch im Uterus enthaltenen Eier zwei oder drei Stunden lang in 50%igen Alkohol, dann nehme ich sie heraus und lasse sie sich trocken entwickeln. Auf diese Art habe ich passende Gelegenheit Stückchen vom Uterus, welche die Eier enthalten, zu fixiren, was die Uebergänge in die verschiedenen Flüssigkeiten sehr erleichtert. Die Wirkung des schwachen Alkohols ist bekanntlich null auf die Eier, die mit einer höchst widerstandsfähigen Hülle versehen sind, während dieselbe hinreicht, die Wand des Uterus dermaassen zu verhärten, dass er sich vortrefflich zu den folgenden Manipulationen eignet.

In bestimmten Zeitabschnitten, oder wenn mir die Beobachtung am lebenden Object ein interessantes Stadium anzeigt, fixire ich ein Segment des Uterus von etwa 3 oder 4 mm Länge, wo hinreichend Eier zu sehr vielen Präparaten enthalten sind.

Was das Stadium betrifft, in dem sich die Eier befinden,

1) Nach Berlin begab ich mich mit einem Stipendium behufs Ausbildung, das mir von der Mailander Sparkasse aus der Fondazione (Stiftung) Vittorio Emanuele II zuerkannt worden war.

so sind bekanntlich die näher bei der Ausmündung des Uterus liegenden weiter vorgerückt als die übrigen; im Allgemeinen jedoch kann man sagen, dass man Eier, welche sich normal entwickeln, in der Mitte oder im unteren Drittel des Uterus antrifft; diejenigen, die mehr nach dem Eileiter hin liegen, vertragen entweder die anormalen Bedingungen nicht, denen sie ausgesetzt sind, und gehen zu Grunde, oder zeigen, je weiter man gegen den Eileiter hinauf kommt, eine verspätete und oft anomale Entwicklung, so dass deren Studium keine hinreichende Sicherheit bietet. Zudem ist es unbequem, dass man dort die Eier in sehr verschiedenen Stadien zu einander findet, während in den unteren Theilen die Isochronie der Entwicklung ausgezeichnet erhalten bleibt.

Die Methoden, an welche ich mich nach einigen Versuchen hielt, sind die zwei folgenden: das Studium der Eier in toto und jenes der Schnitte.

Zum Studium der Eier in toto fand ich die Mischung von absolutem Alkohol und Eis-Essigsäure in dem von Herla (11) angerathenen Verhältniss (a. abs. 5 vol.; ac. ac. gl. 1 vol.) vortrefflich. In dieser lasse ich die Eier 24 Stunden, dann substituire ich der Fixirungsflüssigkeit eine Lösung Bismarck-Braun in Wasser (warm gesättigt und nach Abkühlung filtrirt); hierin bleiben die Stückchen des Uterus etwa 48 Stunden, dann wird Drittelglycerin an die Stelle der färbenden Flüssigkeit gesetzt. Das geringe Quantum Farblösung, welches zu unterst im Röhrchen zurückbleibt und das Stück durchtränkt, ist hinreichend, um dem Glycerin eine ziemlich intensive Färbung zu geben, wodurch man erzielt, dass die Eier nicht allzu sehr an Farbe verlieren. Ein Fragment des derart behandelten, im Glycerin aufbewahrten Stückes liefert ausgezeichnete Präparate. (Das Deckglas muss natürlich auf Borsten ruhen oder auf Paraffinfüsschen.) Im Glycerin erhalten sich dann die Stückchen des Uterus mehrere Monat lang gut gefärbt.

Besonders zum Studium der vorgerückteren Entwicklungsperioden, aber auch für jenes einiger speziellen Fragen ist die Schnittmethode höchst angezeigt und um so mehr, wenn man dieselbe gleichzeitig mit der ersteren in Anwendung bringt.

Schnitte von Eiern von Ascaris megalocephala anzufertigen versuchten schon mit ziemlich gutem Resultat mein

Bruder und ich bei einem Studium über Altmann's [1]) fuchsinophile Granula; späterhin machte ich wiederum von den Schnitten Gebrauch, um die von Auerbach angewandten Methoden zur Erlangung von Differenzirungsfärbungen zwischen den Kernen der männlichen und der weiblichen Elemente an ihnen zu versuchen; so konnte ich mittels Auerbach's Methoden selbst (Biondi'sche Flüssigkeit) nachweisen, dass, wenn die beiden Kerne, der männliche und der weibliche, sich in derselben Phase befinden, sie keinen Unterschied in der Färbung [2]) zeigen. So viel ich weiss, hat sonst noch niemand die Schnittsmethode zum Studium dieser Eier angewandt.

Die Fixirungsflüssigkeit, die mir zu diesem Zwecke am besten diente, war die Mischung von absolutem Alkohol und Essigsäure, wie sie von Herla angerathen wird, welcher ich jedoch etwas Lösung von 10% igem Platinchlorid beifügte, im Verhältniss von circa einem Tropfen der Platinlösung auf je 2 oder 3 ccm. der Alkohol-Essigsäure-Mischung; der Zusatz von Platinchlorid giebt den Eiern einen günstigeren Härtegrad und bewirkt, dass man die einzelnen Blastomeren sehr leicht unterscheiden kann; die achromatischen Strukturen werden dann dadurch merkwürdig gut konservirt. Nach 1 oder 2 Tagen werden die Uterusstückchen in absoluten Alkohol gesetzt, der mehrere Tage gewechselt wird, bis die Säure verschwunden ist, dann nach einander in Chloroform, in das in Chloroform gelöste Paraffin und in weiches Paraffin, endlich in das zum Einschluss bestimmte Paraffin. Manchmal ergeben die Schnitte ganz zusammengeschrumpfte und unverwendbare Eier. Dieses ist nicht der Fall und man erzielt Schnitte von ganz gut konservirten Eiern, wenn man die einzelnen Uebergänge mit Sorgfalt bewerkstelligt und besonders wenn man während des Einschlusses schroffe Temperatur-Erhöhungen vermeidet.

Die Schnitte (die sich leicht von einer Dicke von 3—4 μ erlangen lassen) färbte ich gewöhnlich nach Heidenhain's Methode mit Eisenhämatoxylin (indem ich zuerst mit rouge de Bordeaux vorfärbte) auf den ersten Stadien, mit Bochmer's

1) Luigi und Raffaello Zoja, Intorno ai plastiduli fucsinofili. Memorie del R. Istituto Lombardo. Vol. XVI Cl. di Sc. m. e n. 1891. Milano.

2) R. Zoja, Contributione allo studio delle sostanze cromatofile di Auerbach. II. Boll. Scient. Pavia 1893.

Hämatoxylin auf den vorgerückteren Stadien. Die Präparate, die man von den ersten Stadien mittels Heidenhain's (10) Methode (Bordeaux, schwefelsaures Eisenoxyd-Ammon, Hämatoxylin) erhält, sind überaus prachtvoll und geben von den Centrosomen und Mitosen sehr lehrreiche Figuren.

Einen höchst werthvollen Beistand leistete mir die Anfertigung von verschieden gefärbten Wachsmodellen behufs Angabe der verschiedenen Zellen; solche Modelle machte ich aus freier Hand, indem ich die Eier direkt vom Mikroskop kopirte und sie mit sehr zahlreichen Abbildungen kontrollirte.

Bezeichnungen.

Während ich mit meinen Untersuchungen schon vorgerückt war, erschien Spemann's (18) interessante Abhandlung über die Entwicklung des Strongylus paradoxus; um eine Vergleichung zu erleichtern, benütze ich die von ihm auf Anrathen Boveri's hin angewandten Bezeichnungen, obwohl ich anfangs gesonnen war, Kofoid's (12) Bezeichnung zu adoptiren, die mir in mancher Hinsicht besser schien. Mit Spemann bin ich nicht einig hinsichtlich der auf den Buchstaben *P* angewandten Zeichen, denn, da ich es für zweckmässig erachte die Generation der Zellen zu berücksichtigen, wie dies eben seitens Kofoid geschieht, so bekäme ich für die *P* Zellen ein Zeichen, das nicht der Generation entspricht, was zu Verwechslung Anlass geben möchte; mit Rücksicht auf die Beschaffenheiten seines Kerns darf das befruchtete Ei schon als P^I bezeichnet werden. So bediene ich mich zur Bezeichnung der Zellen, wo die Chromatindiminution[1]) stattfinden soll, einfach der Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* ohne die Benennungen S_I, S_{II}, S_{III}, aus obigem Grunde und weil dieselben nach Boveri die Somazellen bezeichnen.

Auch abgesehen von jeder theoretischen Erörterung über den Werth der Diminutions-Erscheinung bin ich nicht der Ansicht, dass man den Zellen *A*, *B*, *C* und *D* während ihres ruhenden Stadiums den Namen Somazellen geben dürfe, da dieselben ihren Kern mit den ursprünglichen Merkmalen noch unversehrt erhalten und erst wenn sie im Begriffe sind sich zu theilen (wenn sie virtuell schon getheilt sind), zeigen sie jenen Charakter, welcher sie eben als Somazellen im Sinne Boveri's unter-

1) Ich ziehe dieses Wort dem von Boveri angewandten vor, aus den Gründen, welche Herla angiebt.

scheidet. Diese in Boveri's Schemata zweckmässige Bezeichnung dürfte Verwirrung verursachen, wenn man sie zu der die Entwicklung betreffenden Beschreibung gebrauchte.

Die Nomenklatur, deren ich mich bediene, ist in der folgenden Tabelle dargestellt, woraus man auch die Genealogie der einzelnen Blastomeren ersehen kann:

Generationen:

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
PI (befruchtetes Ei)	*AB*	*A*	*a*	a^1	$a^{1\cdot1}$, $a^{1\cdot2}$	32 (Zellen)	64
				a^2	$a^{2\cdot1}$, $a^{2\cdot2}$		
			a	a^1	$a^{1\cdot1}$, $a^{1\cdot2}$		
				a^2	$a^{2\cdot1}$, $a^{2\cdot2}$		
		B	*b*	b^1	$b^{1\cdot1}$, $b^{1\cdot2}$		
				b^2	$b^{2\cdot1}$, $b^{2\cdot2}$		
			β	β^1	$\beta^{1\cdot1}$, $\beta^{1\cdot2}$		
				β^2	$\beta^{2\cdot1}$, $\beta^{2\cdot2}$		
	PII	*EM*	*E*	E^1	e^1, ε^1	8	
				E^2	e^2, ε^2		
			M	m	m^1, m^2	8	
				μ	μ^1, μ^2		
		PIII	*C*	c	c^1, c^2	8	
				γ	γ^1, γ^2		
			PIV	D	d, δ		
				PV	G^1, G^2		

Ein grosser Buchstabe bezeichnet eine Medianzelle; kleine lateinische und griechische Buchstaben bedeuten Zellen, welche durch Transversaltheilung von der ungeraden Medianzelle resp. rechts und links abstammen. Die römischen Zeichen für die *P* bezeichnen die Generationen, jene in arabischen Ziffen für die andern Zellen sind nach Chabry's bekanntem System beigefügt.

Indem ich die Bezeichnungen einer Zelle in eine Klammer einschliesse, beabsichtige ich alle Zellen anzugeben, welche von derselben abstammen; so sind unter (*AB*) in der IV. Generation die Zellen *a*, *α*, *b*, *β* verstanden.

Ich behandle hier den die Furchung und die Gastrulation betreffenden Theil; die weitere Entwicklung und wenige Bemerkungen über die Befruchtung, die meiner Ansicht nach nicht ohne Interesse sein dürften und durch die Schnittmethode ermöglicht werden, sollen, wie ich hoffe, in Kurzem nachfolgen.

I. Furchung und Gastrulation.

Anfangs hatte ich die Absicht eine Paralleluntersuchung am lebenden Material, wie sie Hallez anstellte, und dem konservirten Material anzustellen. Bald jedoch sah ich ein, dass nach Ablauf der ersten Stadien und zwar wenn der Embryo über 8 Zellen hat, es sehr schwer ist, sich am lebenden Material ein klares Bild von der Lage und dem Ursprung der einzelnen Blastomeren zu machen. Eben hier beginnen die Irrthümer in der Beschreibung von Hallez. Dieser Autor meinte, er habe das Mittel gefunden die Entwicklung der Eier zu hemmen dadurch, dass er die Temperatur verminderte und in der feuchten Kammer, wo sie in Kultur lagen, CO_2 cirkuliren liess; ich wiederholte den Versuch, aber, wie mir schien, liess sich die Entwicklung nicht so vollständig hemmen, dass doch nicht einige Theilungen stattfinden. Wahrscheinlich war dies einer von den Gründen, welche Hallez, trotz seiner emsigen Untersuchungen, an der Erreichung eines genauern Resultates verhinderten. Eine andere Ursache, die ihn zum Irrthum verleitete, war seine Meinung, der 2te Richtungskörper habe eine feste Lage; derselbe kann zwar zur Erkennung von einer der ersten Blastomeren, nicht aber von Zellen, die von dieser später abstammen, dienen, wie ich in der Folge zeigen werde. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die Hallez'sche Methode, welche schon an und für

sich viel Unbequemes hat, nicht genau ist, gab ich sie ohne Weiteres auf.

Es ist gewiss nicht am Platze, dass ich hier die Beschreibung der ersten Furchungsspindel der ersten Theilung wiederhole, da dies bereits meisterhaft von E. van Beneden (19, 20) und von Boveri (3) geschehen ist und da hierüber auch die neuen fleissigen Untersuchungen Herla's eingehend handeln. Wenn sich die zwei ersten Blastomeren *AB* und P^{II} getrennt haben, hebt Hallez zwischen denselben keinen andern Unterschied hervor als das Vorhandensein des 2ten Richtungskörpers auf einer derselben. Boveri erkennt richtig, dass eine der beiden Zellen (jene, von der die Serie der *P* abstammen wird) kleiner ist. Die zwei ersten Zellen sind in der That deutlich kennbar an zwei Merkmalen: dem Unterschied in den Dimensionen und in der verschiedenen Durchsichtigkeit.

Die Zelle I^{II}, jene, welche den 2ten Richtungskörper nicht trägt, und die sich mittels einer mit der I parallelen Furche theilen wird, ist um ein geringes, aber doch merklich kleiner und weniger durchsichtig, da sie an Dotterstoff reicher ist, so dass man sie auf den ersten Blick zu erkennen vermag, ohne dass der geringste Zweifel entstehen kann, selbst bei Anwendung von geringen Vergrösserungen (Ob. A. Zeiss).

Schon im ungetheilten Eie lässt sich eine ungleiche Vertheilung des Dotters wahrnehmen, da derselbe reichlicher auf einer Seite angehäuft ist (Fig. 1), während der 2te Richtungskörper auf der Seite sich befindet, die heller erscheint. Man darf daher annehmen, dass schon das befruchtete Ei keine gleichförmige Struktur darbietet und dass die Gegend, wo sich die Spindel zur Bildung des 2ten Richtungskörpers befindet, dazu bestimmt ist, in die Zelle *AB* überzugehen. Natürlich sind die zwei Gegenden nicht deutlich begrenzt und man kann nicht im voraus sagen, welches genau genommen die Theilungsebene sein wird, da die Lage des 2ten Richtungskörpers auf der Blastomere *AB* sehr verschieden ist. Oft liegt er, wie Hallez sagt, tangential zur Theilungsebene, doch kann er auch auf jedem beliebigen andern Punkte der Oberfläche von *AB* liegen.

Der 2te Richtungskörper haftet in den meisten Fällen an der Zelle *AB*. Zufällig fand ich denselben auf der Zelle P^{II} nur in den von zwei Askariden herstammenden Eiern und zwar ziemlich häufig. Diese Eier waren übrigens gut gestaltet und

entwickelten sich regelmässig. Von 104 Eiern, die von einer dieser Askariden herkamen (wo die Anomalie am häufigsten war), hatten 88 den 2ten Richtungskörper an der Zelle AB anhängen, 16 an P^{II}; auch darf man nicht wohl einen Fehler beim Erkennen annehmen, denn die Beobachtung wurde nicht nur an lebendem sondern auch an konservirtem und gefärbtem Material gemacht, und zwar an Eiern, wo die zwei neuen Spindeln kenntlich waren, senkrecht zur I. Theilungsebene in der Zelle P^{II} parallel mit derselben in AB. Es lässt sich auch nicht vermuthen, dass die bezügliche Lage der Spindeln durch Anomalie verändert war, denn in den ferneren Stadien der von eben derselben Ascaride herstammenden Eier (und nur in diesen) fand ich ziemlich häufig den 2ten Richtungskörper an Zellen hängen, welche unzweifelhaft von P^{II} herstammen.

Solche Fälle sind übrigens als anormale zu betrachten; in den weitaus zahlreichsten Fällen bezeichnet die Gegenwart des 2ten Richtungskörpers die Zelle AB oder deren Abkömmlinge.

Stadium 4. Das 2te Theilungsstadium findet, wie bekannt, mit zwei Spindeln statt, welche rechtwinklig zu einander stehen (Fig. 3 und 7). In AB ist die Theilungsebene senkrecht zu der I, in P^{II} parallel damit. Von den beiden Zellen theilt sich gewöhnlich zuerst AB, wie auch Hallez bemerkt; dies ist jedoch nicht immer der Fall. AB erzeugt zwei Zellen A und B; P^{II} erzeugt P^{III} und EM; P^{III} ist die am weitesten von A und B entfernte Zelle.

Die so entstandenen vier Blastomeren (Fig. 3) haben eine höchst charakteristische, einem T ähnliche Anordnung, die man schon lange kennt und die der Stellung der Spindeln zuzuschreiben ist; auch in diesem Stadium erscheinen die zwei Zellen, welche den vertikalen Strich des T (von P^{II} herstammend) bilden, besonders bei geringer Vergrösserung, dunkler als die andern beiden in Folge grösseren Dottergehalts.

Während der Theilungsperiode sieht man deutlich, dass der Dotter in der Gegend angesammelt ist, wo die beiden Zellen sich theilen werden, indem die Pole frei bleiben, von wo er vermuthlich durch die Attraktionssphäre entfernt wurde.

Bevor noch die Theilung der 4 Blastomeren vollständig beendigt ist, beginnt schon jene Verschiebung, in Folge deren das von ihnen gebildete T zerstört werden wird, was zur Entstehung eines Rhombus Veranlasssung giebt (Fig. 10). Die Fälle,

in denen die Theilung von *AB* sehr verspätet eintritt, lassen erkennen, dass der thätigste Antheil an den Zellverschiebungen von P^{III} genommen wird; nicht selten kann man sehen, dass, während *AB* noch immer die sphärische Gestalt behält, P^{III} sich schon auf *EM* zu drehen beginnt, indem sie sich *AB* nähert, bevor noch die Tochterkerne vollständig rekonstruirt sind (Fig. 8 und 9). Das Vorhandensein der Attraktionssphäre und des Centrosoms wie die Anordnung der Chromosomen erlaubt die Axe der Spindel wieder zu konstruiren; diese Axe erscheint am Trennungspunkt der beiden Zellen eben in Folge der von P^{III} ausgeführten Drehung dermaassen gebrochen.

Die Drehung und die Verschiebung von P^{III} dauert fort, bis sie mit der ungetheilten Zelle *AB* (oder gewöhnlich mit *B*) in Berührung gekommen ist, so dass dann die vier Blastomeren eine rautenförmige Anordnung bekommen. Dieselben liegen sehr oft nicht in derselben Ebene; doch hat die leichte Verschiebung, welche daraus erfolgt, keinen besonderen Wert.

Die neue Anordnung hat zum Resultat, dass zwei derselben (*EM* und *B*) mit drei Blastomeren in Berührung stehen, die zwei andern, *A* und P^{III} nur mit zweien (Fig. 10).

Diese Anordnung erlaubt demnach im 4-zelligen Stadium nicht nur *EM* von P^{III}, sondern auch *A* von *B* zu unterscheiden; nach Hallez sollte stets die Zelle *A* den 2ten Richtungskörper tragen und es mag dies wohl am häufigsten auch der Fall sein, aber durchaus nicht beständig; derselbe kann sich sowohl auf *A* als auf *B* befinden.

In diesem Stadium kann man sich schon über die zukünftige Lage des Embryos ungefähr orientiren. Das Ende, wo *A* liegt, entspricht dem vordern Ende des Embryos, während die Zelle *EM* die Ventralfläche bezeichnet, wo die Invagination stattfinden wird; die Medianebene des Embryos entspricht der Ebene, welche alle vier Blastomeren halbirt.

Wenn die vier Zellen während der Ruheperiode sich stark nähern, so bieten sie manchmal seltsame Protuberanzen dar, welche beim ersten Anblick, wenn man die lebenden Eier beobachtet, zur Meinung veranlassen können, es handle sich um Stadien, die aus einer grössern Anzahl Zellen bestehen; die Untersuchung des gefärbten Materials und einige Uebung reichen hin, den Irrthum einsehen zu lassen. Während dieser Periode der

starken Adhäsion wird es oft unmöglich die einzelnen Zellen zu unterscheiden, mit Ausnahme derjenigen, welche den 2ten Richtungskörper trägt, nämlich entweder *A* oder *B*, je nachdem sie mit zwei oder drei Zellen in Berührung ist; sobald aber die neue Theilung wieder beginnt, erkennt man die vier Zellen sofort und ihre Verschiedenheiten treten immer besser hervor.

Stadium 6. Zuerst theilen sich die beiden Zellen *A* und *B*, selten ist der Vorgang bei allen vier gleichzeitig; nur in einigen, wirklich ausnahmsweisen, Fällen sah ich, dass die Theilung zuerst in den beiden andern sich andeutete. Schon am lebenden Ei sieht man, wie die beiden Zellen *A* und *B* eine sphärische Gestalt annehmen und sich dann nach einer zu allen frühern senkrechten Ebene theilen, welche mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt; von jeder geht dann eine Zelle rechts (*a* und *b*) und eine links (*a* und *β*) hervor. Während der Theilung dieser Blastomeren tritt gewöhnlich die erste Chromatindiminution ein (Fig. 11), so wie sie von Boveri beschrieben wird (verspätet, da sie im zweizelligen Stadium hätte eintreten sollen); die Kerne der vier nun gebildeten Zellen sind also arm an Chromatin, sphärisch und ohne die charakteristischen fingerförmigen Auswüchse (Fig. 12).

Stadium 8. Es theilen sich dann *EM* und P^{III}; diese gewöhnlich vor jener. Die Theilungsebene von *EM* ist senkrecht zur Symmetrie-Ebene des Embryos; daraus entsteht eine vordere Zelle, *M* (aus welcher alles Mesoderm herstammen wird) und eine hintere, *E* (aus welcher sich das gesammte sekundäre Entoderm bilden wird); während der Theilung von *EM* findet die zweite Chromatindiminution statt (Fig. 12).

Auch P^{III} theilt sich in einer zur Symmetrie-Ebene senkrechten Ebene, die aber auch zur Theilungsebene von *EM* senkrecht ist, so dass eine untere Zelle, P^{IV}, und eine obere, *C* (Fig. 12 und 13) ensteht.

Die Aequatorialplatte von P^{III} und die Tochterkerne behalten die charakteristische Anzahl von Chromosomen und die primitive Gestalt.

Während der Theilung von P^{III} und *EM* tritt auch eine vorher kaum angedeutete Verschiebung der Zellen *a*, *a*, *b*, *β* ein, so dass sich dieselben gleichsam in zwei Paare theilen, das eine rechts (*a*, *b*) und das andere links (*a*, *β*). Die beiden links treten mehr

vor, die beiden andern bleiben weiter zurück und zugleich nicht mehr in derselben Höhe; die Zelle *b* ist niedriger (Fig. 12, 13). Das ist die erste Andeutung einer Asymmetrie, welche in den folgenden Stadien immer mehr hervortreten wird und welcher man auch beim Strongylus paradoxus begegnet; die Zellen *M*, *E*, P^{III} und *C* liegen beinahe in der Medianlinie und hinter einander.

Bis zu diesem 8zelligen Stadium wurde die Entwicklung des Ascaris megalocephala genau von Hallez beschrieben und gezeichnet; nur sagt er, der 2te Richtungskörper befinde sich immer über seiner Zelle 1 (welche *A* und hernach *a* entspricht), während sich derselbe im Gegentheil über jeder der Zellen *a*, *a*, *b* und *β*, befinden kann, wovon die Untersuchung einiger Eier leicht überzeugt (so in der Fig. 11 über der Zelle *B*, in der Fig. 12 über *a*, in Fig. 17 über einem Abkömmling von *β*, u. s. w.).

Man begreift, wie ein Fehler hinsichtlich dieses Ausgangspunktes Hallez hat irreleiten und statt das Studium zu erleichtern, ihm dasselbe hat erschweren müssen. Das 8zellige Stadium ist das letzte, wo alle Blastomeren dieselben Dimensionen haben; die frühzeitige Theilung der von *AB* herkommenden Zellen, welche bisher schon erkenntlich war, wird immer deutlicher.

Stadium 12. Eben die vier Zellen *a*, *b*, *a*, *β* sind es, welche sich jetzt theilen und, man darf sagen, gleichzeitig. Die zu diesem Stadium gelangten Eier zeigen in der That 4 ungefähr in derselben Phase befindliche Spindeln; *a* und *a* sind jedoch gewöhnlich in der Theilung etwas weiter vorwärts als *b* und *β* (das war auch der Fall bei *A*, wovon sie herstammen, mit Bezug auf *B*). Unverändert ist die Lage der Spindeln: in *a* und *β* (Fig. 15) sind sie parallel; in *a* und *b* dagegen stehen sie fast rechtwinklig zu einander (Fig. 14). Daraus ergiebt sich, wenn das Ei aus 12 Zellen besteht, auf der linken Seite eine rautenförmige Gruppe von vier Zellen (a^1, a^2, β^1 und β^2) (Fig. 16 und 17), rechts eine andere Gruppe von vier Zellen (a^1, a^2, b^1, b^2) in der Gestalt eines T[1]) (Fig. 20); eine ähnliche Gruppirung wird

1) In der Figur 18 ist das T verändert, da a^1 auch mit b^1 in Berührung ist; es handelt sich um einen Ausnahmefall, den ich sonst nie sah, der vielleicht sekundären Verschiebungen zuzuschreiben ist, welche durch die Theilung von *E* und von *M* verursacht wurden.

von Spemann bei dem Strongylus paradoxus beschrieben.

Dieses 12-zellige Stadium und die unmittelbar darauf folgenden, in welche sich die vier von P^{II} herkommenden Zellen theilen, sind auch am Lebenden leicht an der kreisförmigen Gestalt erkenntlich, welche der Embryo von der Seite gesehen annimmt, eine Gestalt, die er Anfangs nicht hatte und die er auch in der Folge nicht mehr haben wird. Nach Hallez sollten hier Verschiebungen stattfinden, in Folge deren seine Zellen m, ε, ε^1, m^1 (= M, E, P^{IV} und C) eine kreuzförmige Gestalt annehmen (siehe seine Figur 55), aber dies trifft nicht zu: die vier Zellen bleiben auf der Medianlinie, wo sie einen Halbkreis bilden. Wahrscheinlich entging Hallez die Theilung von M, aus der eben die beiden Seitenzellen entstehen, die er mit den Buchstaben m und m^1 bezeichnet; sonach hielt er diejenige nicht mehr als von ε herstammend, die er in den früheren Stadien m^1 nannte und welche C entspricht; dieselbe erzeugt in der That bei der Theilung c und γ, welche nach Hallez von 1 (= AB) abstammen.

Von den vier auf der Medianlinie liegenden Zellen theilt sich zuerst M [1]) mittels einer Spindel, die senkrecht zur Symmetrie-Ebene steht (Fig. 19), so dass sich daraus eine rechte Zelle m und eine linke μ ergiebt; die linke Zelle ist etwas weiter vorn als die rechte, jedoch nicht so weit als bei Strongylus, wo die Spindel von M eine ziemlich auffallend schräge Lage hat. Auf die Theilung von M folgt gewöhnlich jene von E; C und P^{IV} kommen nachher.

Die Spindel von E hat eine langgestreckte Lage, so dass daraus eine vordere Zelle E^1 entsteht, die sich zwischen m und μ hineindrängt und eine hintere E^2, die gegen P^{IV} gepresst wird (Fig. 18 und 20).

C geht ebenfalls in der Theilung der P^{IV} voran; in derselben findet nach gewohnter Art die dritte Chromatindiminution statt. Ihre Spindel ist vollkommen senkrecht zur Symmetrie-Ebene und es gehen aus derselben eine rechte Zelle c und eine linke γ hervor, die leicht an der Gegenwart der dicken Chromatinkörnchen, Residuen des diminuirten Kernes, kenntlich sind

1) Manchmal theilt sie sich auch, bevor a^1, a^2 etc. in Ruhe sind.

(Fig. 18, 20, 22, 23, 24). Endlich theilt sich P^{IV} in eine vordere Zelle P^{V} und eine hintere D, mittels einer Spindel, wo die primitiven Kennzeichen erhalten sind (Fig. 18, 20, 22).

So bekäme man ein 16-zelliges Stadium, welches jedoch selten vorkommt, da gewöhnlich, während P^{IV} und C sich noch in der Phase der Aequatorialplatte befinden, die acht Zellen (AB) sich nochmals zu theilen beginnen.

Stadium 24. Die Lage der neuen Spindeln von (AB) ist sehr beständig, welcher Zeit auch immer ihre Theilung eintreten mag (vergl. die Fig. 21, wo C, P^{IV}, E und M noch ungetheilt sind, mit der Fig. 22, wo E und M bereits getheilt sind). Die fünf Zellen, welche am nächsten bei P^{IV} und bei C liegen, nämlich b^1, b^2, a^2, β^2, β^1 haben alle eine Spindel, die mit der geraden Linie parallel läuft, welche man die Längsaxe des Embryos heissen könnte und eben in diesem Stadium durch eine grössere Verlängerung kenntlich wird; nicht selten sind alle diese fünf Spindeln genau in derselben Phase. In a^1 und a^1 dagegen sind die Spindeln schräg unten und vorn gelagert. Oft beobachtete ich, dass a^2 sich nach allen andern theilte.

Ein bemerkenswerther Umstand ist bei dieser Theilung hinsichtlich a^2 zu erwähnen, nämlich dass sie nicht selten zu zwei ungleichen Zellen Veranlassung giebt, da die Zelle a^{22}, d. h. die näher bei C und der Abstammung von C gelegene, grösser ist; auch in spätern Stadien ist dieselbe als grösser erkenntlich (Fig. 22).

Nachdem alle diese Theilungen vor sich gegangen, besteht der Embryo aus 24 Zellen und hat eine charakteristische Gestalt, so dass derselbe sofort aus der Verlängerung der Längsaxe und an einer auffallenden, von den Zellen P^{IV} und D gebildeten Protuberanz kenntlich ist; diese Zellen haben die Form eines Rechteckes von vorn gesehen, von der Seite gesehen sind sie beinahe dreieckig. Ueber D liegen die Zellen c und γ, die ebenfalls erhöht und gross und dazu noch durch die grossen Körner des unlängst abgespaltenen Chromatins unterschieden sind; sie stellen A. Goette's Kaudalzellen dar und bezeichnen in der That die künftige aborale Extremität des Embryos.

Hallez erkannte diese Zellen in einem Stadium, das er mit Recht als aus 24 Zellen bestehend annimmt, aber er lässt dieselben aus seiner Zelle 1 (= AB) herkommen, was unrichtig

ist, wie ebenfalls unrichtig ist, dass sich die 8 Zellen, die er für Ektoderm hält, zu zwei ungleichen Zeiten teilen. In diesem Stadium, sagt er, sind die drei Keimblätter schon erkennbar vorhanden (und das ist wahr), obschon kein histologisches Merkmal die Zellen unterscheiden lässt, welche sie bilden; man muss jedoch bemerken, dass, ausser den so wichtigen Verschiedenheiten des Kerns in diesem Stadium, die Dimensionsunterschiede unter den einzelnen Zellen nicht so unbedeutend sind, dass man sie nicht erkennen kann. In der That sind alle Zellen (AB) in der sechsten Generation, jene von P^{II} herkommenden in der fünften Generation.

Die 16 von AB abstammenden Zellen haben eine konstante Anordnung, so dass ein von der Seite aufgenommenes Bild stets fünf derselben, welche zwischen c—γ und E^I liegen, erkennen lässt, und diese bilden einen dorsalen und vorderen Bogen (Fig. 24, 24 bis). Von diesen sind die zwei hinteren (den c u. γ näher liegenden) die Zellen $a^{2\cdot 2}$ und $a^{2\cdot 1}$, welche unwiderleglich Medianzellen sind; dies hebe ich eines später folgenden Umstandes wegen hervor; die Zelle $a^{2\cdot 2}$ sieht oft, wie schon gesagt, grösser aus und dies ist wohl kein blosser Anschein, der dem Drucke der umliegenden Zelle zuzuschreiben ist. Die Zelle $a^{1\cdot 1}$ drückt auf E^1. Aus den fünf parallelen Spindeln, die bei der letzten Theilung der Zellen (AB) zum Vorschein gekommen, sind auch zwei Querbogen von Zellen entstanden, welche bei geringer Verschiebung sich in der Ruhephase erhalten und leicht kenntlich sind besonders in den Wachsmodellen. Die linke Seite zeigt im Ganzen, abgesehen von den fünf Medianzellen, 6 von AB herstammende Zellen, die rechte nur 5; die hierdurch gestörte Symmetrie wird leicht durch geringe Verschiebungen der andern Zellen wieder ausgeglichen.

Interessant ist in diesem Stadium auch die Anordnung von E^1 und E^2; zwischen P^V und $a^{1\cdot 1}$ zusammengepresst ragen sie auf der ventralen Fläche stark hervor, indem sie sich vor ihrer Erhöhung bis zum Niveau der Ektodermzellen erweitern. Die Erhöhung findet aber nicht nur nach dem Aeussern, sondern auch nach dem Innern der Blastula hin statt und charakteristisch ist die Lage ihrer Kerne, welche, vielleicht infolge des auf die Zellen ausgeübten Druckes, ziemlich nahe an die Furchungshöhle

geschoben werden, selbst noch weiter als die Fig. 24 bis zeigt; E^2 erstreckt sich weiter nach innen als P^V.

Obwohl die beiden Zellen auch auswärts hervorragen, hat man doch den Eindruck vom Beginne einer Invagination, welche dann später deutlicher wird. Wenn man die beiden Zellen von der Seite sieht, erscheint E^1 grösser, aber dies kommt einzig und allein von der grössern Abplattung her, welche E^2 zwischen E^1 und P^V erleidet.

Stadium 26. In kurzem Abstande von den letzten Theilungen erfolgt jene von m und μ, welche sich gleichzeitig je in eine vordere und eine hintere Zelle theilen (m^1, m^2; μ^1, μ^2), die an den Seiten der Zellen (E) liegen, ohne dass dadurch die Gestalt des Embryos im Allgemeinen merklich verändert wird (Fig. 24 und 25). Die Theilung von m und μ geht beständig vor sich, wenn alle andern Zellen des Embryos in Ruhe sind, so dass das Erkennen derselben an diesem einzigen Merkmal sehr leicht wird; dagegen haben m^1, m^2, μ^1 und μ^2 nun dieselben Dimensionen wie die Zellen (AB), so dass es, nach Vollendung ihrer Theilung, nicht mehr ebenso leicht ist dieselben zu unterscheiden.

Sadium 28. Es folgt nun die Theilung von c und von γ (Fig. 25), welche gleichzeitig mittels zweier mit der Symmetrie-Ebene parallelen Spindeln beziehungsweise c^1, c^2 und γ^1 γ^2 vier Zellen erzeugen, welche so angeordnet sind, als ob sie in den Ecken eines Quadrates liegen und das hintere Ende des Embryos bezeichnen. Auch sie haben eine kurze Zeit lang dieselben Dimensionen wie (AB), da sie derselben Generation angehören, nämlich der sechsten, doch bald werden sie wieder unterschieden sein, denn kurz darauf oder fast gleichzeitig theilen sich nochmals alle (AB). Hier werden auch die vier Zellen M wiederum leicht kenntlich, da sie in Ruhe verbleiben, während alle andern sie umgebenden von gleichen Dimensionen sich furchen (Fig. 26, 27).

Stadium 46. Ein genaues Studium dürfte vielleicht nachweisen, dass auch hier die Anordnung der Spindeln in den verschiedenen Zellen (AB) konstant ist, aber abgesehen davon, dass eine sehr eingehende Beobachtung hierzu erforderlich ist, bietet dieselbe bei der Komplikation der Bilder zu viel Veranlassung zu Irrthümern. Immerhin sind zwei unter diesen Zellen derart gelegen, dass man sie mit Sicherheit erkennen kann und auf diese

verwandte ich besondere Aufmerksamkeit, da ich nämlich habe konstatiren können, wie bei denselben die Lage der Spindel konstant ist. Es sind dies die Zellen $a^{2 \cdot 1}$ und $a^{2 \cdot 2}$, von denen ich oben sagte, dass sie auf der Medianlinie lägen, nun unmittelbar vor c^2 und γ^2. Ihre Spindeln sind stets senkrecht zur Symmetrie-Ebene, so dass von jeder derselben eine rechte und eine linke Zelle herstammt ($a^{2 \cdot 1 \cdot 1}$, $a^{2 \cdot 2 \cdot 1}$; $a^{2 \cdot 1 \cdot 2}$, $a^{2 \cdot 2 \cdot 2}$); dies ist nicht ohne ein gewisses theoretisches Interesse. Die Fig. 28 zeigt eben diese zwei Spindeln; aus derselben ist auch deutlich zu ersehen, wie $a^{2 \cdot 2}$ grösser war als die Schwesterzelle.

In den andern Zellen ist im Allgemeinen eine langgestreckte Lage der Spindel vorherrschend, was nicht sowohl eine nochmalige Verlängerung der Embryos zur Folge hat als vielmehr, dass die Zellen (AB) gegen den vorderen Rand der Zellen (E) lasten.

Diese letztern beginnen in der That während der gegenwärtigen Periode sich merklich zwischen die Zellen (M) und (AB) hinein zu senken (Fig. 26 und 27).

Während dieser Senkung, und gewöhnlich während ein Theil der Zellen (AB) sich theilt, erscheinen auch die karyokinetischen Figuren in E^1 und E^2, im Allgemeinen früher in dieser als in jener (Fig. 26 bis). Die Spindeln liegen hier senkrecht zur Symmetrie-Ebene, so dass sich daraus zwei Zellen, rechts, e^1 und e^2 und zwei links, ε^1 und ε^2 ergeben; gewöhnlich sind jene links etwas weiter vorn.

Uebergang vom Stadium 46 zum Stadium 48.

Die Zelle D, wo sich zum IV. Male die Erscheinung der Chromatindiminution wiederholt (Fig. 31), theilt sich nur selten gleichzeitig mit E^1 und E^2; die D^{IV} immer viel später, wenn die (AB) im Uebergang von 32—64, oder schon 64 sind (Fig. 32, Fig. 33). Ich verwandte grosse Sorgfalt darauf, in diesen Stadien neue Theilungen der Zellen (M) zu suchen, wie sie Boveri annimmt und Spemann zeichnet. Obgleich ich mehrmals karyokinetische Figuren gefunden, die man m^1 und μ^1 hätte zuschreiben können, so war doch eine solche Beziehung gegenüber einer genauen Kritik niemals stichhaltig.

Betrachten wir z. B. die Figuren 29 und 29 bis. Dieselben stellen in zwei Ebenen, einer oberflächlichen und einer tiefen, ein Ei dar, wo ich am deutlichsten Mitosen sah, die scheinbar eine Theilung zweier unter den (M)-Zellen andeuteten. Man

sieht in denselben 4 (E), P^V und D ungetheilt, 4 (C), überdies 34 Zellen, welche zusammen alle (M) und alle (AB) darstellen; untersuchen wir die letzteren.

Damit bei der Untersuchung der Figur keine Missverständnisse entstehen, bemerke ich, dass man, als zu der obern oder untern Hälfte des Eies gehörig, nur jene Zellen betrachten darf, welche in der einen oder der andern Zeichnung den Kern zeigen; diejenigen, welche in einer der Zeichnungen den Kern nicht zeigen, sind bereits in der andern als kernhaltige Zellen dargestellt worden.

Unter den 34 fraglichen Zellen sind zwei, nahezu symmetrisch gelagerte, in karyokinetischer Phase (Diaster); die andern Zellen sind alle in Ruhe. Wenn wir, wie es beim ersten Anblick scheinen mag, annehmen, dass die zwei Zellen, die in der Theilung begriffen sind, m^1 und μ^1 seien, so müssen wir, ausser diesen beiden, noch zwei andere als (M) von der Gesammtzahl 34 abziehen und werden sonach 30 Zellen (AB) haben, während wir deren 32 haben sollten; zwei zu (AB) gehörende Zellen sollten ungetheilt sein, während dies durchaus nicht der Fall zu sein scheint.

Nehmen wir dagegen an, dass die 4 (M) diejenigen seien, die ich blau gezeichnet habe: nach Abzug dieser von den 34 werden wir noch 30 Zellen (AB) haben, aber in diesen werden die zwei Zellen mitgezählt sein, die in der Theilung begriffen sind, welche gerade die Zahl 32 ausmachen werden.

Dagegen theilen sich noch die Zellen (C); von diesen die beiden vordern und untern mit schrägen Spindeln (Fig. 33), die zwei hintern und obern mit langgestreckten Spindeln.

So gehen auch die Zellen (AB) von 32 zu 64 über und D erzeugt in Folge der vierten Chromatindiminution d und δ (Fig. 31). Während dieser Vorgänge senken sich die Zellen (E^1), deren Anzahl stets 4 ist, immer tiefer, indem sie sogar ganz bedeckt werden, wenn die (AB) 64 ruhende Zellen sind, und wenn P^V mittels einer Karyokinesis primitiver Art die zwei Tochterzellen C^1 und C^2 erzeugt haben (Fig. 33). Gleichzeitig plattet sich der Embryo nicht unbedeutend in dorsalventraler Richtung ab, wie dies aus einem optischen Schnitt deutlich hervorgeht (Fig. 32).

Wenn man den Embryo von der Ventralseite aus beobachtet und die tiefe Ebene einstellt, wo die vier Zellen e^1, ε^1, e^2, ε^2

liegen, welche kurz vorher bedeckt worden sind, so sieht man oft auf jeder Seite derselben zwei Zellen, welche in Folge ihrer Lage sich sehr gut mit m^1, m^2, γ^1, γ^2 identifiziren können; in Eiern, die sich in diesem Stadium befinden oder etwas weiter vorgerückt sind, kommen in einigen der vier soeben genannten Seitenzellen länglich gelagerte Spindeln zum Vorschein. Auf diese Art entstehen aus den zwei Gruppen Seitenzellen zwei Seitenreihen von je vier Zellen, welche die 4 (E) begrenzen. So erhält man die Gesammtfigur des Entoderms (nebst dem Mesoderm), wie sie Boveri angibt, aus zwölf Zellen bestehend (Fig. 37).

Nach meinen Beobachtungen würde sich demnach die Gastrula nicht genau so bilden, wie Boveri sagt. Nach diesem Autor würde sich der oben erwähnte Komplex von zwölf Zellen an der Oberfläche der Blastula bilden, um dann, ohne merkliche Formveränderung, von dem Ektoderm und von den Zellen P bedeckt zu werden. Ich dagegen meine, die vier (E) senken sich allmählich, indem sie ihre Bewegung fortsetzen, welche übrigens schon im 24zelligen Stadium angedeutet ist, und bei dieser Senkung ziehen sie nicht vier, sondern zwei Zellen auf jeder Seite mit sich: indessen wächst auf den Seiten und vorn über sie das Ektoderm herüber, während die Zelle P^V ebenfalls übertrifft und bei ihrer Theilung mit den (AB) in Berührung kommt, welche die Vorderlippe des Urmundes bilden. Erst wenn dieser ganz oder fast ganz geschlossen ist, bilden die vier Seitenzellen bei ihrer Theilung die zwei oben erwähnten mesodermalen Streifen.

Was die Zellen (M) betrifft, so mag es auffallen, dass man bei einem so vorgerückten Stadium deren noch immer nur vier an der Zahl antrifft, wenn man in Betracht zieht, dass sie sowohl bei der IV. als V. Theilung hinsichtlich der Zellen (AB) unbedeutend im Verzug waren; nun würden wir sie hier im Vergleich zu ihnen über eine ganze Generation verspätet finden. Diese Schwierigkeit wird jedoch gehoben, wenn man bedenkt, dass sie genetisch mit den (E) verbunden sind und dass sich vielleicht besser eine Beziehung ihrer Theilungen zu diesen als zu den Zellen (AB) finden lässt; indem wir sie in dieser Hinsicht betrachten, ersehen wir, dass sowohl bei der IV. als bei der V. Theilung die (M) sich in der That nicht viel früher theilen als

die (*E*). Bei der V. Generation haben wir gleichzeitig zwei (*M*) und zwei (*E*); bei der IV. ebenfalls gleichzeitig vier (*M*) und vier (*E*). Nun theilen sich kurz nach der Theilung der fraglichen vier Seitenzellen, ebenfalls mittels länglicher Spindeln, die vier (*E*); wenn wir annähmen, es habe früher eine andere Theilung der (*M*) stattgefunden, so fänden wir zwischen dieser und den (*E*) dieselbe Distanz einer Generation oder darüber, worauf ich oben hingewiesen habe, und gerade wegen der genetischen Beziehung, welche die (*M*) und die (*E*) verbindet, scheint es mir leichter eine solche Distanz zwischen den (*M*) und den (*AB*) anzunehmen als zwischen den (*M*) und den (*E*). Wenn man sodann den Fall setzen wollte, es habe schon früher eine Theilung der (*M*) stattgefunden, auch wegen einer grössern Analogie mit Spemann's Beschreibung des Strongylus paradoxus, so müsste man annehmen, dass von den Zellen (*M*), acht an Zahl, mit den (*E*) nur 4 ins Innere der Blastula gezogen worden und dass die andern vier verblieben seien, um einen Theil des Ektoderms zu bilden; denn die Untersuchung von Eiern im Stadium, wo die (*AB*) am Ende des Uebergangs zwischen der VII. und VIII. Generation sind, zeigt, wie schon gesagt, dass nur zwei Zellen auf jeder Seite die (*E*) begrenzen; nun scheint mir auch eine derartige Verschiedenheit zwischen dem Geschick der Zellen, welche alle von (*M*) herkommen, nicht wahrscheinlich (zudem wird dieselbe durch kein beobachtetes Faktum unterstützt).

Vielleicht ist es möglich, dass zwischen den verschiedenen Eiern zur Zeit der Theilung der (*M*) individuelle Variationen stattfinden, die ich jedoch nicht mit Gewissheit feststellen konnte. Eine andere Schwierigkeit liesse sich in dem Umstande finden, dass die neben (*E*) liegenden Zellen nicht besonders gross aussehen, so dass sie nicht einer der (*AB*) vorhergehenden Generation anzugehören scheinen; dies mag sich ganz gut daraus erklären lassen, dass der von den andern Zellen auf dieselben ausgeübte Druck ihre Gestalt beeinträchtigt. Die Fig. 34 zeigt sie uns übrigens gerade so gross wie die (*E*), welche, meiner Annahme zufolge, sich genau in der nämlichen Generation wie jene befinden.

Verschluss des Urmunds.

Im Stadium, in welchem die (*AB*) von 32 zu 64 übergehen, lassen sich oft vor dem Urmund vier Zellen erkennen

(Fig. 31), welche grösser sind als im Allgemeinen die (*AB*), denn wenn die meisten dieser letztern sich schon getheilt haben, zeigen sie die Kernspindeln. Ich hatte zuerst gedacht, diese möchten den (*M*) entsprechen, dann aber schien mir dies immer weniger wahrscheinlich, da sie selbst die Seitenzellen bedecken, von denen ich oben sprach, und auch in Anbetracht ihrer Lage: sie liegen nämlich am vordern Rande des Urmunds, der dagegen schon in den frühern Stadien dahin trachtet, von Zellen eingenommen zu werden, die von den (*AB*) abstammen und vor den Entodermzellen sich befinden, was bei den (*M*) im letzten Stadium, in dem man sie deutlich erkennt, nicht der Fall ist. Ich halte es für wahrscheinlicher, es seien diese Zellen ein Theil der (*AB*), bei welchen sich die Theilung[1]) ein wenig verspätet hat. Vielleicht sind diese Zellen speziell zum Verschluss des Urmunds bestimmt und furchen sich dann schnell, denn in folgenden Stadien finden wir kleinere Zellen, welche die ektodermale Einhüllung vollenden (Fig. 35).

Die Anzahl der Zellen, die nach Spemann zusammen mit den (*E*) in die Blastulahöhle hineingezogen würden, wäre beim Strongylus bedeutend höher. Ich will freilich nicht in Abrede stellen, dass dies sein könne, da ich die Eier des von ihm studirten Nematoden nicht kenne und es mir anderseits scheint, der Umstand, dass die Zellen (*M*) sich eher vor als nach ihrem Eintritt in die Blastulahöhle theilen, könne nur eine ganz untergeordnete Bedeutung haben; es erwachte aber in mir der Zweifel, es möge eine oder die andere von den Zellen, die er blau färbt, zu den (*AB*) gehören und jenen grössern Zellen entsprechen, die ich am vordern Rand des Urmunds sah. Nachdem die Theilung der (*E*) ebenfalls mittels beinahe länglicher Spindeln stattgefunden, hat der Komplex der (*E*) und (*M*) die Gestalt einer 16zelligen Platte, wie sie Boveri in seiner Fig. 3 (s. Fig. 38) zeichnet, die an der Ventralseite der Ektoderm-Umhüllung anhaftet. Sie lässt vorn, oben und unten einen Rest der Furchungshöhle zurück, wie Boveri richtig bemerkt; ihre Seitentheile bestehen aus den zwei Reihen von vier gut kenntlichen Zellen, welche den Grundbestandtheil des Mesoderms bilden. Inzwischen hat im Ektoderm die Vermehrung

1) Diese Verspätung ist nicht sehr merklich und übrigens befinden sich oft, besonders an der Dorsalfläche des Embryos, andere Zellen von derselben Abstammung in derselben Phase wie sie.

der Zellen den Verschluss vollendet. Die Gastrulation ist damit zu Ende. Im Entoderm sind die beiden Zellen G^1 und G^2 mit den primitiven Kernen stets gut kenntlich und durchaus unabhängig vom Entoderm und vom Mesoderm; so unterscheidet man auch noch die Zellen (*C*) und die (*D*).

Ein Unterschied zwischen der Beschreibung Boveri's und den von mir gemachten Beobachtungen tritt in der Anzahl der die Zelle *P* betreffenden Theilungen hervor. Boveri sagt aus, die Erscheinung der Chromatindiminution wiederhole sich fünfmal; die Urgeschlechtszelle würde demzufolge zu der VI Generation gehören, die zwei Tochtergeschlechtszellen zur VII. Nach der Bildung dieser erfolgt, ebenfalls nach Boveri, der Verschluss des Urmunds.

Mir dagegen scheint es ausser Zweifel, dass in diesem Stadium die Theilungen der Reihe primitiver Zellen im Ganzen vier gewesen seien, dass demnach die zwei Tochtergeschlechtszellen der VI Generation angehören und dass die Chromatindiminution nur viermal eintrete. Dass sich die Sache so verhält, geht deutlich aus der ununterbrochenen Reihe der Zeichnungen hervor, sowie aus einer Prüfung der stufenweisen Verspätungen bei der Theilung, welche man in den Zellen (P^{II}) hinsichtlich der (*AB*) beobachtet.

Die folgende Tabelle gibt an, wie viele von *AB* und von P^{II} herkommende Zellen sich in den verschiedenen Stadien befinden.

Stadien:	(*AB*)	(P^{II})
6 zelliges Stadium	4	2
12 „ „	8	4
26 „ „	16	10
28 „ „	16	12
46 „ „	32	14
84 „ „	62	20

Gerade in diesem letzten Stadium oder kurz danach tritt der Verschluss des Urmunds ein. In demselben beträgt die Verspätung der (P^{II}) insgesammt betrachtet, hinsichtlich der (*AB*) schon über eine Generation (20 Zellen gegen 64); wenn wir sodann die 20 Zellen (P^{II}) einzeln betrachten, sehen wir, dass es 8 (*C*), 4 (*E*), 4 (*M*) und 4 (P^{IV}) [1]) sind. Die Verspätung der (*E*)

1) Der Kürze wegen betrachtete ich die P^{IV}, als ob sie in diesem

der (M) und der P^{IV}) ist also beträchtlicher, und zwar um zwei Generationen (12 Zellen gegen 48, i. e. 16 Zellen gegen 64). Boveri, der glaubt, die Tochtergeschlechtszellen (G^1 und G^2) seien blos um eine Generation verspätet, hält dieselben für zur VIII Generation gehörig und dies veranlasst ihn, eine Reihe von fünf Chromatindiminutionen anzunehmen, während sie um zwei Generationen verspätet sind und zu der VI Generation gehören; das beweist, dass die Serie der Chromatindiminutionen vier an der Zahl ist.

Auch entspricht die Anzahl der Zellen, welche er dem in seiner Figur 2 dargestellten Embryo zuschreibt, nicht genau; diese würde circa 120 Zellen betragen. Wenn man das Stadium in Betracht zieht, von dem wir nun gesprochen haben, so sind dagegen nur 80 Zellen vorhanden; wenn man ein späteres Stadium berücksichtigt, wie es der Umstand anzugeben scheint, dass die Zellen (E) und M dabei zusammengenommen auf 16 an Zahl angegeben sind, so wird man im ganzen nicht 120, sondern wenigstens 156 oder 164 bekommen, und zwar 128 AB, 16 (EM); 8 oder 16 (C), 4 (P^{IV})[1].

Ich habe mich deshalb in diese numerischen Einzelheiten eingelassen, weil mir scheint, dass sie deutlich beweisen, was ich betreff der Anzahl der Chromatindiminutionen aussagte, und zudem angeben, dass Boveri in seiner vorläufigen Mittheilung die Anzahl der Zellen nicht bestimmte, aus welchen die verschiedenen Stadien bestehen[2]). Deswegen will ich freilich dem

Stadium bereits getheilt sei, aber in Wirklichkeit ist sie erst jetzt in der Theilung begriffen, so dass man eine noch bedeutendere Verzögerung annehmen dürfte.

1) Freilich mag während der VIII Theilung der (AB) ein Moment eintreten, in dem der Embryo aus 120 Zellen besteht, doch die Anzahl der (C) und der (D), wie sie von Boveri angegeben werden, entspricht diesem Stadium nicht.

Die vier Zellen, die nach Boveri von S^{III} ($= D$) herkommen sollten, sind meines Erachtens die (c^1) und (γ^1): vergl. Fig. 33.

2) Man könnte vielleicht an eine neue Chromatindiminution in der Zelle denken, welche G^2 heisst und an eine daraus erfolgende Theilung der G^1, aber abgesehen davon, dass Boveri selbst als letzte Theilung der primitiven Zelle jene angiebt, welche mit dem Verschluss des Urmunds und den angegebenen Bedingungen des Entoderms zusammentrifft, sah ich in vielen Präparaten von spätern gerade deshalb untersuchten Stadien niemals eine Spur von einem solchem.

Entdecker jener so interessanten Erscheinung, wie der Chromatindiminution, keinen ersten Vorwurf machen, doch, abgesehen davon, dass bei diesen die Zellen-Genealogie betreffenden Studien, um mit Wilson zu reden, die grösste Genauigkeit wünschenswerth ist, ist es hier nicht ohne Interesse genau festzustellen, wie viel mal die Erscheinung sich wiederholt: Spemann's Untersuchungen zu Folge schien es, dass in dieser Hinsicht ein Unterschied bestehe zwischen der Art, wie sich beim Strongylus paradoxus (wo die Chromatindiminution nicht vorgefunden wurde) und beim Ascaris megalocephala die Urgeschlechtszelle erzeugt; beim Strongylus hätte die Urgeschlechtszelle der V Generation, beim Ascaris der VI angehört, während es somit festgestellt bleibt, dass sie bei beiden zu der V Generation gehört.

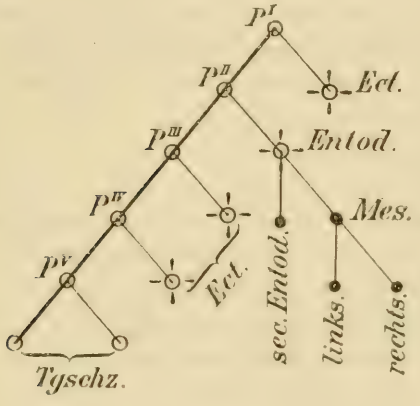
Die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Nematoden wird dadurch noch mehr bestätigt.

Im Anschluss an die objektive Beschreibung, welche ich von der Furchung gegeben habe und welche fast genau der Darstellung Boveri's entspricht, will ich noch zwei Fragen berühren, welche heute lebhaft erörtert werden, und zwar: 1) die Beziehung zwischen den Furchungsebenen des Eies und den Symmetrie-Ebenen des Embryos, 2) die Differenzirung der Blastomeren.

Vor allem scheint mir eine Erklärung darüber nothwendig, von welcher Art die Beziehung zwischen einer Furchungsebene des Eies und einer Symmetrie-Ebene des Embryos sein möge. Kann eine Furchungsebene des Eies, die mit der Symmetrie-Ebene eines bilateralen Organismus zusammenfällt, das Material, welches die rechte Hälfte bilden soll, wirklich von jenem der linken Hälfte des Körpers sondern (wie dies nach Roux (16) z. B. bei der I und zuweilen bei der II Furche im Frosch vorkäme); oder kann sie bloss mit jener Symmetrie-Ebene zusammenfallen, ohne nothwendige und absolute Beziehungen zu der Materialssonderung zu haben.

Nehmen wir nun die Furchung wieder von vorn auf. Die zwei ersten Zellen sind bereits von einander erkennbar und zwar nicht nur mittelst der Lage des 2ten Richtungkörpers und mittels der verschiedenen Dimensionen, sondern auch an der

verschiedenen Menge von Nährungsdotter[1]). Den Unterschieden der Gestalt entspricht dann später die Verschiedenheit der Elemente, welche aus den beiden Zellen hervorgehen, und wenn auch diese Verschiedenheit nicht so entschieden ist, wie Hallez wollte (und Goette hinsichtlich des Rhabditis), so ist sie doch immer noch sehr gross; aus der einen (AB) kommt das meiste Ektoderm, aus der andern das ganze Entoderm her (mit Inbegriff des Mesoderms), die Urgeschlechtszellen, sowie ein Theil des Ektoderms nach Boveri's Schema, das ich hier vorlege, mit einer Modification hinsichtlich der Anzahl der Zellen P.



○ Zelle mit primitivem Kerne.
◌ Zelle, in welcher die Chromatindiminution geschieht.
● Zelle mit diminuirtem Kern.

Der 2te Richtungskörper ist hier wie bei andern Organismen nahe bei den Ektodermzellen; die Dimensionen der Zellen dagegen sind nicht derart, wie man sie gewöhnlich beobachtet; denn hier gibt die grössere Zelle die Grundlage für die Ektoderm-Elemente.

Es lässt sich hier durchaus nicht von einer Uebereinstimmung zwischen der ersten Furchungsebene und der Symmetrie-Ebene des Embryos reden.

1) Hallez schlägt die neue Benennung Bradylecit-Eier vor (vgl. alecit, telolecit, centrolecit) zur Bezeichnung der Eier, welche, wie diejenigen des Ascaris megalocephala, nach ihm mit einem überall dieselben Beschaffenheiten darbietenden Protoplasma versehen sind und bei der Furchung Zellen erzeugen, die zuerst alle vom Gesichtspunkt der Vertheilung der protoplasmatischen Elemente aus ähnlich sind, bei denen aber nach einer gewissen Zeit einige Sphären sich mit einer granulösen, dichten und refraktirenden Substanz anfüllen. Ein solcher Vorgang fände im Stadium 24—26, vorzüglich in seinen Zellen s und s^1 ($= E^1$ und E^2) statt. Der deutlich hervortretende Unterschied im Gehalt von Nahrungsdotter der zwei ersten Blastomeren, wie ich beschrieben habe, macht die Anwendung

Bei der zweiten Theilung stehen wir einigen der seltsamsten Thatsachen gegenüber, welche man in der Embryologie dieses und anderer Nematoden beobachtet, nämlich der Lage der beiden zu einander senkrechten Kernspindeln, der T-förmigen Gestalt der Zellen, welche daraus hervorgeht, wenn der Embryo aus vier Zellen besteht und der dann folgenden Verschiebung der Blastomeren. Ueber die Ursachen, die in zwei vollkommen sphärischen Blastomeren eine so ganz verschiedene Lage der Spindel hinsichtlich der ersten Theilungsebene hervorbringen, will ich mich in keine Erörterung einlassen; doch verdient der Umstand hervorgehoben zu werden, dass dasselbe auch in den Eiern des Strongylus paradoxus vorkommt, die eine ovale Form haben; bei diesem Nematoden jedoch verschiebt sich die Spindel von P^{IV}, indem sie dadurch eine fast parallele Lage zur andern erlangt, bevor die Theilung der Blastomeren eingetreten ist, wie Spemann's Beschreibung und Figur zeigt. Da sich die Eier des Ascaris viel weniger durch die Membran beengt, ja in einem freien, relativ weiten Raum befinden, so ist es leichter, dass sich daselbst die ursprünglichen Bedingungen erhalten, die secundär beim Strongylus paradoxus gestört werden; interessant wäre es zu sehen, ob die noch weit langgestreckteren Eier des Strongylus tetrachantus[1]) dieselbe Lage einnehmen.

Bei diesem Anlass erinnere ich daran, wie Wilson (21) in seiner vortrefflichen Abhandlung über Nereis nachgewiesen hat, wie bei sehr verschiedenen Organismen (Mollusken, Anne-

einer derartigen Bezeichnung für die Eier des Ascaris meg. unpassend. In der That tritt in dem von Hallez angegebenen Stadium der Reichthum an Nahrungsdotter augenscheinlicher in den Entodermzellen hervor, vermuthtlich aber liegt der Grund hierfür zum Theil in anderen nicht gleichförmigen (d. h. der ersten ähnlichen) Theilungen des Plasmas, welche die Dotter-Granulationen immer mehr innerhalb der Zellen (*E*) konzentriren, zum Theil im grösseren Gegensatz zwischen diesen Zellen und den (*AB*), welche sie rings umgeben, ungefähr gleich wie der Unterschied zwischen dem ektodermen und entodermen Material der Amphibien-Eier evidenter ist, wenn wir den Rusconi'schen Dotterpfropf betrachten, der von ektodermalen Elementen umgeben ist, als wenn wir das ungefurchte Ei anschauen.

1) Das Bradynema rigidum, das von O zur Strassen (23) studirt wurde, und das ebenfalls sehr langgestreckte Eier hat, scheint in dieser Hinsicht nicht mit den oben angeführten Nematoden übereinzustimmen.

liden) Eier von ähnlicher Struktur eine schematisch identische Furchung aufweisen.

Bei Ascaris megalocephala, Strongylus paradoxus (und wahrscheinlich Rabditis nigrovenosa) finden wir uns vor einem reciproken Falle: Eier, die hinsichtlich der Struktur vielleicht sehr ähnlich sind, jedoch Verschiedenheiten hinsichtlich der Gestalt und des verschiedenen Druckes der Membran darbieten und sehr nahestehenden Organismen angehören, haben eine schematisch identische Furchung.

Während P^{III} sich B nähert, wie ich schon bemerkt, scheint es, dass der Sitz der Bewegung besonders in P^{III} liege; es ist dies eines der deutlichsten Beispiele von den Verschiebungen, welchen die Blastomeren, auch abgesehen von ihrer Vermehrung, unterworfen sind. Im vierzelligen Stadium, welches sich derart ergibt, kann man schon schlechtweg die Körperlage des neuen Wurmes feststellen. A bezeichnet das cephale Ende, P^{III} das kaudale; A und B sind gegen den Rücken, P^{III} und EM gegen die Ventralseite hin gerichtet.

Die Theilungen setzen sich nun unter merklich verschiedenen Kennzeichen und Dispositionen bei den von AB und P^{II} herstammenden Zellen fort; während man in diesen letztern eine grosse Symmetrie und einen bedeutenden Unterschied in der Zeit beobachtet, zu der sie stattfinden, sind in den (AB) die Theilungen weit weniger symmetrisch und viel gleichzeitiger. Beginnen wir mit den (AB).

Bei der dritten Theilung fällt die Ebene, welche die A und die B in zwei Zellen rechts, a und b und zwei Zellen links, α und β, theilt, mit der Symmetrie-Ebene des künftigen Embryos zusammen. Anstatt dass es also, wie man für andere Organismen vorraussetzt, die I und die II Furche ist, die mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt, so ist es hier erst der III, ja besser gesagt in einigen Blastomeren fällt erst die dritte Furche mit jener Ebene zusammen, da man in den von P^{II} entstandenen Zellen eine Furche von diesem Werthe erst später findet.

Die Beständigkeit der folgenden Theilungen gestattet sodann sich davon zu überzeugen, dass diese Furche das Material der rechten Hälfte nicht genau von dem der linken theilt. Nehmen wir in der That das Ei im 28zelligen Stadium: von den Zellen

entstammen 16 den AB und zwei unter denselben, $a^{2\cdot1}$ und $a^{2\cdot2}$, die nahe bei c^2, γ^2 liegen, sind genau in der Medianebene[1]) (ich lasse die drei andern $a^{2\cdot2}$, $a^{2\cdot1}$ und $a^{1\cdot1}$ ausser Betracht, obschon auch sie auf derselben Medianlinie liegen, weil deren Studium nicht so leicht ist).

Bei der folgenden Theilung sind die Spindeln der $a^{2\cdot2}$, $a^{2\cdot1}$ senkrecht zur Symmetrie-Ebene, so dass vier Zellen entstehen: $a^{2\cdot1\cdot1}$ und $a^{2\cdot2\cdot1}$ rechts, $a^{2\cdot1\cdot2}$ und $a^{2\cdot2\cdot2}$ links. Diese zwei nun ganz links liegenden Zellen, die bei den folgenden Theilungen in dieser Lage verbleiben, also in einem Stadium, wo die Gestalt und die Symmetrie des Embryos so fest und charakteristisch ist, dass keine Irrthümer stattfinden können, kommen von einer der Blastomeren rechts, a; natürlich wird die Asymmetrie, welche dadurch entstünde, durch Blastomeren ausgeglichen, die, obwohl von Zellen links entstammend, doch rechts zu liegen kommen, und es handelt sich wahrscheinlich um die Abkömmlinge von $a^{2\cdot2}$, $a^{2\cdot1}$.

Grade in diesem Stadium erkennt man auch, dass die Abkömmlinge der Zelle A die Reihe der fünf Medianzellen und die vordere Portion des von (AB)[2]) entstammenden Ektoderms bilden, während die Abkömmlinge der B in zwei je vierzelligen Gruppen angesammelt sind, welche an den Seiten, bei den Zellen (M) und (C) liegen, und von einander durch die Reihe der Medianzellen $a^{2\cdot2}$, $a^{2\cdot1}$, $a^{2\cdot2}$ etc. getrennt sind. Eine derartige Trennung war schon bei den Verschiebungen, welche in dem

1) Wie ich bereits bemerkt, ist $a^{2\cdot2}$ grösser als ihre Schwesterzelle. Eine Erklärung dieses merkwürdigen Umstandes finde ich darin, dass die a^2 in Berührung mit C oder mit c und γ ist, welche grösser sind als die übrigen Nachbarzellen und in der grösseren Adhäsion, welche demzufolge ihr Protoplasma mit der grösseren Masse dieser Zellen hat, als mit der kleinen Zelle a^2. Die verschiedene Adhäsion würde eine verschiedene Lage des Plasmas bei der folgenden Theilung und demnach die Entstehung einer grösseren Zelle $a^{2\cdot2}$ und einer kleineren $a^{2\cdot1}$ herbeiführen. Dergestalt bildet sich ein mehr stufenweiser Uebergang auf der Dorsalseite zwischen dem von (AB) herkommenden Ektoderm und jenem von (C) herkommenden.

2) Wahrscheinlich entstammen aus A sodann also die vier grossen Zellen, welche bei der Oeffnung des Urmundes liegen und die thätigern Antheil an dem Verschluss desselben zu nehmen scheinen.

8zelligen Stadium eintraten, angedeutet; gegen das Ende desselben findet sich schon b vollständig von β losgetrennt.

Die Anordnungen der Spindeln und der Zellen in den (AB) sind, wie ich schon bemerkt, streng konstant, dergestalt, dass in allen Eiern eine gegebene Blastomere sich an derselben Stelle befindet; doch ist die Identität der Gestalt und der Verhaltungsart (z. B. bei der Isochronie der Theilungen) unter den einzelnen Zellen (AB) eine solche, dass es durchaus unbegründet wäre, wenn man aus dem blossen Umstande ihrer festen Lage schliessen wollte, es habe zwischen denselben eine Differenzirung stattgefunden; sie scheinen vielmehr völlig äquivalent.

Verschieden und interessanter ist die Verhaltungsart der P^{II}. Was in dieser Zelle am meisten auffällt, ist der höchst merkwürdige von Boveri entdeckte Umstand, dass sich in einer einzigen Reihe Zellen ursprüngliche Kennzeichen des Kernes erhalten, während die Chromatindiminution in den andern Zellen eintritt (diese Diminution erfolgte aber schon bei AB, oder wegen Verspätung bei A und B).

Der Diminutionsprozess wurde in mehreren im Druck erschienenen Abhandlungen von Boveri (4, 5, 6) beschrieben, welcher denselben bloss mit schematischen Figuren illustrirte; jüngst hat ihn Herla bestätigt und davon sorgfältig ausgeführte Zeichnungen gegeben; später fand ein Schüler Boveri's, O. Meyer (14) dasselbe Verhalten auch bei einigen anderen Askariden (A. lumbricoides, A. rubicunda, A. labiata). Nach diesen drei Arbeiten und besonders nach dem sorgfältigen Studium von V. Herla halte ich es für überflüssig, selbst in ausführlichere Einzelheiten einzugehen; meine Zeichnungen, in denen man diesen Prozess oft beobachtet, sind übrigens treu nach den Präparaten aufgenommen worden und geben allein schon eine hinreichende Idee, wie der Process vor sich geht. In dem in der Fig. 4 und $4^{bis.}$ dargestellten Ei geht die Diminution in der Zelle AB vor sich; nach Boveri soll dies die ursprüngliche Form sein, sie ist jedoch durchaus nicht häufig. Herla fand einen einzigen Fall davon vor, ich sah deren nicht so wenige, halte sie aber ebenfalls für sehr selten im Gegensatz zu O. Meyer, welcher der Ansicht ist, sie komme bei Ascaris megalocephala selten im vierzelligen Stadium vor. Die Fig. 11 zeigt die erste Chromatindiminution in A und B (verspätet), die

Fig. 12, die zweite, die Figg. 18, 20, 22, 23 die dritte, die Figg. 26, 31 die vierte. In der Fig. 5 sodann habe ich zeigen wollen, wie (während der ersten verspäteten Chromatindiminution) ein mit Heidenhain's Hämatoxylin-Lack gefärbter Schnitt aussieht; dies mag vielleicht das Mittel sein, die Anzahl der kleinen Chromosomen genau zu bestimmen, was mir bisher nicht gelungen ist (nach V. Herla wären es deren in Ascaris meg. biv. (?) 60).

Der einzige Punkt von einiger Wichtigkeit, über den ich mit Boveri nicht einig bin, ist der oben ausführlich erörterte bezüglich der Anzahl der aufeinander folgenden Chromatindiminutionen.

In einer vor Kurzem erschienen Abhandlung setzt V. Häcker (8) die beiden verschiedenen Formen von Mitosen der Ascaris auf passende Art in Beziehung mit jenen gleichfalls unter einander verschiedenen Formen, die er in den Somazellen und in den Geschlechtszellen bei den Eiern des Cyclops nachweisen konnte. Ein sorgfältiges vergleichendes Studium wäre wünschenswerth; dieses sollte jedoch frei von den vorgefassten Ideen sein, welche Häcker leiten. Derselbe, von vornherein dafür eingenommen, die Analogien aufzufinden, lässt nämlich alles bei Seite, was ihm die Aufgabe erschweren könnte, wie gerade die Chromatindiminution (d. h. die Ausstossung einer Portion Chromatin vom Kerne); er deutet sie nämlich als eine pathologische Erscheinung. Obwohl er selbst erklärt, er habe niemals Eier von Ascaris meg. in vorgerückteren Stadien als dem vierzelligen beobachtet, so schliesst er doch, „ich möchte .... es als äusserst wahrscheinlich betrachten, dass die Chromatinabspaltung bei der Furchung von Ascaris eine pathologische Erscheinung ist".

Häcker weist auf eine Anzahl störender Ursachen hin und führt als solche an z. B. den Umstand, dass die Askariden von getödteten Pferden genommen werden, ferner das Alter der Pferde, die geschlachtet werden und anderes mehr.

Dagegen wird jeder, der die Entwicklung unseres Nematoden studirt und Tausende von Eiern in allen Stadien gesehen hat, nicht umhin können zu sagen, dass der obige Schluss nicht nur sehr unwahrscheinlich, sondern ich darf sagen, unmöglich ist. Wie sollte man denn auch in jedem Ei so regelmässig und genau eine pathologische Erscheinung beobachten, die für jedes

Stadium verschiedenartig determinirt ist, während sodann alle anderen Schwestereier der beobachteten sich normal entwickeln und völlig ausgebildete und lebenskräftige Embryonen ergeben? Und wie wollten wir anderseits eine so ausserordentliche Empfänglichkeit bei Eiern annehmen, die ohne Zweifel zu denjenigen gehören, die den äusseren Einflüssen am besten widerstehen und hinsichtlich der Natur ihres Entwicklungs-Cyclus eine derartige Widerstandsfähigkeit haben müssen?

Ich will hier die physiologische Bedeutung der Chromatindiminution nicht erörtern, die freilich sehr interessant, aber, wie mir scheint, sehr dunkel ist und auch durch Boveri's Hypothese nicht völlig aufgeklärt wird. Doch erlaube ich mir eine Vermuthung aufzustellen:

Monti und Lilienfeld (15) finden im Protoplasma der Zellen, wo die aktuelle Funktion am lebhaftesten ist, eine grössere Menge Phosphor im Vergleich zu jenen, die weniger lebhaft funktioniren. Ohne Zweifel muss die histogenetische Thätigkeit in der Zellen energischer sein, welche die Körpergewebe (Boveri's Somazellen) erzeugen, als in den Geschlechtszellen, welche während einer sehr langen Periode unthätig bleiben. Es möchte demnach der Fall sein, dass das Auflösen einer Portion des Kernchromatins (das sehr phosphorreich ist) eine Ernährungs-Modalität für das Zellprotoplasma zur Seite des Kernes wäre; dieselbe dürfte hier, anstatt wie gewöhnlich langsam und unmerklich zu erfolgen, auf Grund der frühzeitigen Differenzirung der Gewebe hin, schnell und auffallend stark vor sich gehen. Bei diesem Anlass bemerke ich, dass die interessanten Untersuchungen mehrerer Autoren (z. B. Balbiani's) [1]), den direkten und nothwendigen Einfluss des Kerns bei der formativen Thätigkeit der Zelle darlegen. Auch bei der Konjugation der Protozoen, während die Nahrung mangelt (Maupas [13]) findet im Protoplasma die Auflösung des Kern-Chromatins in reichlichem Maasse statt [1]).

1) Mit den Methoden zur mikrochemischen Untersuchung des Phosphors (S. Monti und Lilienfeld, und Pollacci in der Malpighia. Genua 1894) suchte ich zu ersehen, ob das Protoplasma der Somazellen phosphorreicher sei als dasjenige der Zellen *P*; der reichliche Phosphorgehalt dieser sämmtlichen Embryonalzellen machte mir ein vergleichendes Urtheil zu schwer. Die Präparate gaben mir dagegen Aufschluss über einen andern interessanten Umstand und zwar den ungewöhnlich reichen Phosphorgehalt der Attraktionssphären.

Aus jeder Zelle, in der die Chromatindiminution erfolgt, entstehen in der That verschiedenwerthige Elemente, was sich bei einer Entwicklung, wo die Differenzirung der Zellen so frühzeitig ist, leicht voraussehen lässt; dieselbe beschränkt sich übrigens nicht nur auf die ursprünglichen Somazellen (S_I, S_{II}, S_{III}, S_{IV} Boveri's), sondern tritt auch bei den Abkömmlingen derselben ein. Aus EM ($= S_{II}$) entstehen in der That E (Sekundärentoderm) und M (Mesoderm), aus M das Mesoderm rechts, m, und dasjenige links μ u. s. w.

Was die Art betrifft, wie die Theilungen erfolgen, beobachtet man hierbei eine merkwürdige Symmetrie und Regelmässigkeit, welche bei Anwendung eines Diagramms noch augenscheinlicher hervortritt.

Die III Theilung, welche in A und B nach einer Ebene erfolgte, die mit der Symmetrie-Ebene des Embryos zusammenfällt, findet hier in beiden Blastomeren EM und P^{III} in einer zur Symmetrie-Ebene senkrechten Ebene statt. Wenn wir von der Verschiebung absehen, welche den Blastomeren das Bedürfniss aufdrängt, sich zu einem fast sphärischen Embryo zu gestalten und welche übrigens durchaus keinen Einfluss hat auf die Beziehungen zwischen ihrer Lage und der Symmetrie-Ebene, können wir die Zellen M, E, P^{IV} und C in einer einzigen Reihe darstellen, indem wir die nacheinander folgenden Theilungen mit Linien von abnehmender Länge bezeichnen (II., III., IV. Theilung (s. Diagramm A).

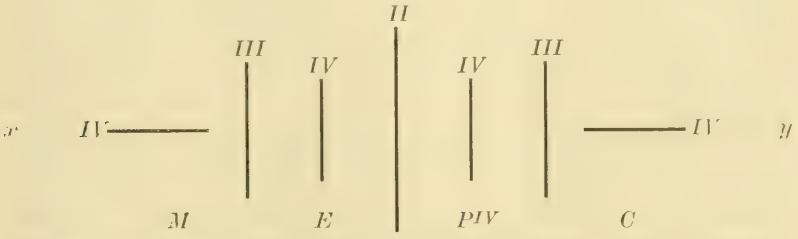


Diagramm A ($x\,y$ ist die Spur der Symmetrie-Ebene, die zur Zeichnungs-Ebene senkrecht liegt).

Die III Theilung erfolgt also parallel mit der II; die IV ist die erste, welche einen rechten Theil von einem linken trennt, indem sie in die Symmetrie-Ebene fällt, aber bloss in den zwei äussersten Zellen der Serie (M und C), denn die zwei centralen P^{IV} und E teilen sich nochmals mittels Furchen, die mit den

beiden vorhergehenden parallel laufen. In der Zelle *M* sodann trennt die Theilungsebene vollständig und dauernd das rechtseitige Material vom linkseitigen.

Bei der V Theilung ist die Figur nicht mehr so vollkommen symmetrisch, auch mit Rücksicht auf die Ebene II (s. Diagramm B); eine Theilung nach der Symmetrie-Ebene erfolgt auch in E^1, E^2 und *D*, während in P^{IV} die zur Symmetrie-Ebene senkrechte Theilung fortdauert. Auch die zwei Zellen *m* und μ, wie die *c* und γ teilen sich in Ebenen, die zur Symmetrie-Ebene senkrecht stehen:

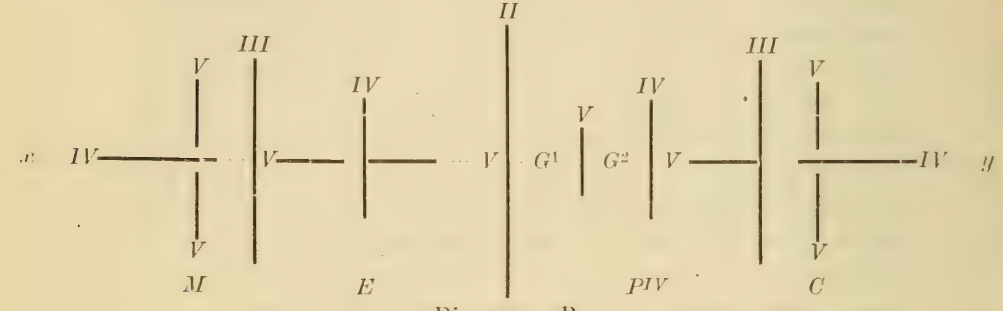


Diagramm B.

Diese so regelmässigen Theilungen lassen sofort wahrnehmen, wie der Anfang der Reproduktionsorgane entschieden unpaar und median ist, während das Mesoderm schon sehr früh paarig angelegt ist, obschon es auch von einer einzigen Medianzelle stammt. Merkwürdig ist noch der Umstand, dass die zwei Centralzellen (Diagr. A), die man sich mehr zusammengedrückt in der Längerichtung denken möchte, die Spindel in dieser Richtung liegen haben und dass auch die P^{IV} sie in derselben Richtung erhalten.

Als Schlussfolgerung darf man sagen, dass eine Furche, welche das rechtseitige Material des Körpers vom linkseitigen vollständig theilt, bei Ascaris nicht vorhanden ist. Nur die zu verschiedenen Zeiten entstehenden Theilungsebenen einzelner bestimmter Blastomeren haben eine mit der Symmetrie-Ebene zusammenfallende Richtung, aber nicht immer theilen sie das für die beiden Körperhälften bestimmte Material (vgl. hierüber die III Furche in A und B); dies tritt jedoch bestimmt hinsichtlich der IV Furche in *M* ein (und möglicherweise auch für IV in *C* und für V in *D*).

Wie ich schon bemerkt, verzögern die Zellen (P^{II}) im allgemeinen ihre Theilung mit Beziehung auf (AB) und es lässt sich überhaupt sagen, dass die Zellen mit primitiven Kernen bei jeder Generation diejenigen sind, welche sich am spätesten theilen. Mit der Zelle verglichen, wo die Chromatindiminution erfolgt, theilt sich die Zelle, welche den primitiven Kern enthält, ebenfalls bei allen Generationen später, mit Ausnahme beim Uebergange von der III zur IV, wo P^{III} sich etwas früher theilt als EM, während sich P^{IV} nach AB, P^{IV} nach C, P^{1} nach D theilt. Die Verspätung der EM erklärt sich durch die grössere Langsamkeit, welche man im Allgemeinen bei der an Nahrungsdotter reichen Zellen beobachtet; diese Verspätung wird dann durch die grössere Schnelligkeit vermindert, die die (EM) im Vergleich zu den P dadurch erlangen, dass sie diminuirte Kerne haben.

Eine merkwürdige Eigenthümlichkeit der Eier, welche im Widerspruch steht mit den Resultaten von Hallez und mit denjenigen Goette's über Rhabdonema, sowie denen von O. zur Strassen über Bradinema rigidum und mit allem, was man in Uebereinstimmung mit andern Organismen anzunehmen versucht wäre, ist die kleine Portion des Eies, welche das Entoderm zu bilden hat. Den angeführten Autoren zufolge würde eine der Blastomeren, somit circa eine Hälfte des Eies, das Entoderm (mit Einschluss des Mesoderms) bilden. Wie Boveri dagegen fand (und Spemann bezüglich des Strongylus bestätigte, sowie ich es hinsichtlich Ascaris thue), enthält nur eine der vier Zellen alles Entoderm (und Mesoderm), demnach besteht dieses bloss aus $^1/_4$ der Eimasse. Wenn man auch zum Entoderm die Geschlechtszellen zählen wollte, was weder in genetischer noch in topographischer Rücksicht sich rechtfertigen lässt, sowie auch nicht betreffs der Zeit, zu der sie ins Innere des Körpers rücken, so wäre es immerhin nur ein $^5/_{16}$ des Eies, aus welchem die invaginirte Masse [1]) bestehen würde.

1) Man erinnere sich an das, was ich oben bemerkt. Die Urgeschlechtszellen sind im Ektoderm enthalten.

Versuche, um die Entwicklung der isolirten Blastomeren zu studiren.

Bei Eiern, wo die Differenzirung der einzelnen Elemente so frühzeitig und von so evidenten Zeichen, wie der Chromatindiminution, markirt ist, wäre es von höchstem Interesse, Untersuchungen über die Entwicklung der isolirten Blastomeren anzustellen, in Uebereinstimmung mit denjenigen, welche bei vielen Organismen in den letzten Jahren vorgenommen wurden. Schon Boveri weist auf das Resultat hin, zu welchem nach ihm die Experimente hätten führen sollen, und bedauert, dass das Material sich nicht zu den erforderlichen Operationen eignet.

Sowohl aus eigenem Antrieb, als auf mehrmalige Aufforderung des Prof. Hertwig hin, machte auch ich sehr zahlreiche Versuche, welche die Tödtung einer der Blastomeren bezweckten, doch auch mir ergaben die langen und mannigfaltigen Proben kein Resultat.

Obschon ich die Eier längere Zeit in einem Glasröhrchen mit wenig Wasser schüttelte, wie es Driesch mit Seeigeleiern gethan hat, erzielte ich doch den erwünschten Zweck niemals; manchmal scheint es, dass die beiden Blastomeren sich weiter als gewöhnlich entfernen; da sie sich aber auch sonst ein wenig entfernen und dann wieder vereinigen, so wird auch die grösste Distanz, in der sie sich in Folge der Operation befinden mögen, durch die Tendenz sich wieder zu verbinden, überwunden. Dadurch, dass ich die Eier unter dem Glas zusammenpresste, gelang es mir öfter, die Zelle *AB* zu sprengen, während die P^{II} scheinbar unverletzt blieb. Nach Verlauf einiger Minuten jedoch schwillt auch sie allmählich an, so dass sie fast die ganze Eihöhle einnimmt und zerfällt; man bekommt den Eindruck, als habe sie eine enorme innere Spannung, die, bei der Aufhebung des normalen Gleichgewichts in Folge der Operation, zuletzt die Oberhand über den Widerstand der Oberfläche erlangt.

Indem ich mittels Gelatine die Eier am Objektträger fixirte und mit der Nadel unter dem Mikroskop operirte, wie ich bei andern Organismen [1]) verfuhr, konnte ich auch die eine oder die andere von den beiden Blastomeren tödten, aber es gelang mir

1) Archiv für Entwicklungsmechanik 1895.

nicht ein einziges Mal die Membran vollkommen unversehrt zu lassen. Wenn man auch beim ersten Blick die Verletzung nicht gewahr wird, so sieht man bald von einem Punkt der Oberfläche die innere Membran, sowie das Protoplasma der getödteten Blastomere herausbrechen und die andere Blastomere sterben, vielleicht in Folge der direkten Berührung mit dem Wasser. Auch hierbei bekommt man den Eindruck, das Herausbrechen werde durch eine sehr starke innere Spannung herbeigeführt.

Keinen bessern Erfolg hatten die von mir bei mehreren andern Arten von Nematoden angestellten Versuche, so dass auch ich mich, wie wohl mit Bedauern, der Ansicht Boveri's anschliessen muss; ich halte es jedoch für wahrscheinlich, dass andere Methoden oder andere Nematodenarten zum erwünschten Ziele führen mögen.

Boveri meint, dass ein ganzer Organismus, wenn das obige Experiment gelingen würde, nur durch I^{II} producirt werden könnte, nicht durch *AB*, da dieser letzteren die Bedingungen des Kerns fehlen, die mit denjenigen des ungefurchten Eies analog sind.

In den allermeisten Fällen jedoch beginnt die Chromatindiminution erst nach dem vierzelligen Stadium, und auch wenn dieselbe in *AB* erfolgt, so geschieht dies erst nach einer Ruheperiode und wenn die Chromosomen sich bereits rekonstruirt haben; es lässt sich somit nicht a priori ausschliessen, dass auch die Zelle *AB* einen ganzen Embryo hervorbringen könne, wenn P^{II} ihn hervorbringt, denn wenn dem so producirten $^1/_2$ Embryo die normale Serie von Zellen mit den primitiven Kernen fehlt, könnten diese in einer anderen Serie von Zellen enthalten sein. Die ungleiche Vertheilung des Nahrungsdotters im Protoplasma der beiden Zellen macht jedoch eine völlige Aequivalenz derselben wenig wahrscheinlich, wenn man auch von den Beschaffenheiten des Kerns absieht.

Anomalien.

Wenn die Entwicklung der Ascaris megalocephala normal ist, so erfolgt sie mit grosser Regelmässigkeit; die Variationen, die man dabei beobachtet, betreffen meistens nur geringe Verspätungen oder Anticipationen bei der Theilung einiger Zellen oder Zellengruppen.

Doch finden manchmal und oft wiederholt bei Eiern, welche von demselben Weibchen herkommen, bedeutende Anomalien statt. Mehrere interessante anomale Formen, die sich auf die ersten Stadien beziehen, wurden besonders von Th. Boveri (2, 3), L. Sala (17) und V. Herla studirt. Auch ich fand Fälle, die mit einigen von ihnen beschriebenen analog sind. Die interessanteste unter diesen Anomalien ist diejenige in der Anzahl der Chromosomen, welche durch gekreuzte Befruchtung zwischen den beiden Varietäten univalens und bivalens herbeigeführt wurde. Von der theoretischen Wichtigkeit derselben habe ich bereits in einer kurzen Mittheilung (22) gesprochen; hier begnüge ich mich daran zu erinnern und zu erwähnen, dass die Figg. 22 und 32 sich auf Eier von A. bivalens beziehen, die durch Spermatozoen von A. univalens befruchtet worden sind. Die Zahl der Chromosomen ausgenommen (nämlich drei, zwei grosse mütterlichen und eine kleine väterlichen Ursprungs), unterscheidet kein Merkmal diese Eier von den völlig normalen auf keiner Periode ihrer Entwicklung.

So sah ich vielfach Eier, wie sie von Sala beschrieben worden (spontane Anomalien, die nicht künstlich hervorgebracht wurden, wie in einigen Fällen dieses Autors). Einst fand ich fünf Eier zu einer einzigen Gruppe vereinigt; ein einziges Spermatozoen, das eingedrungen war, hatte die Producirung der Membran um die ganze Masse herum, sowie die Bildung von fünf Direktionsspindeln aus den fünf Keimblasen veranlasst. Bei andern handelte es sich nur um zwei zusammengewachsene Eier, welche mehr oder weniger deutlich die Form eines Biskuits zeigten; auch hier bildeten sich, wie Sala angiebt, in Folge des Eindringens eines einzigen Spermatozoons, zwei Direktionsspindeln, zwei erste und zwei zweite Richtungskörper und drei Pronuclei. Die Entwicklung dieser so interessanten Eier konnte ich nicht eingehend verfolgen und zwar wegen ihrer ausserordentlichen Seltenheit; ein paar isolirte Stadien gestatten mir keine weiteren Schlussfolgerungen.

So verhielt es sich auch mit andern Eiern, an denen ich in einigen Blastomeren (wahrscheinlich *A* und *B*) tetrapolare karyokinetische Figuren wahrnehmen konnte. Auch in Bezug auf diese ist eine anhaltende Serie erforderlich, um eine genaue Erörterung der Erscheinung zu gestatten.

In Fig. 6 gebe ich die Zeichnung einer Anomalie, welche besonders merkwürdig ist, da dieselbe mit der Erscheinung der Chromatindiminution in Beziehung steht.

Es handelt sich um einen von einem einzigen Ei stammenden Embryo, der aus 14 Zellen besteht, einem Stadium, das deshalb mit dem der Figur 20 übereinstimmen sollte. Die Zellen haben in demselben eine ziemlich regelmässige Anordnung, aber was daran als anomal am meisten auffällt, ist dass sechs derselben den primitiven Kern und nur acht den diminuirten haben. Drei dieser Zellen, welche nahe bei denjenigen mit dem primitiven Kerne liegen (und vielleicht noch eine vierte), enthalten grosse Reste von Chromatin und zeigen dadurch, dass bei ihnen die Chromatindiminution vor kurzem erfolgt ist. Es lässt sich aber nicht denken, dass es sich bloss um ein verspätetes Eintreten des Diminutionsprocesses handelt, denn eine der Zellen mit primitivem Kerne, welche sich in der Aequatorialplatten-Phase befindet, weist nur zwei Chromosomen auf und es scheinen wenigstens noch andere drei der primitiven Kerne aus zwei einzigen Chromosomen zu bestehen, da sie nur vier fingerförmige Verlängerungen haben, und zwar während das Ei bivalens ist (in der That sieht man in demselben die beiden Richtungskörper, von denen der zweite zwei Chromosomen enthält). Man muss also annehmen, die primitive Mitose sei dergestalt erfolgt, dass sie nur ein Paar Chromosomen jeder Zelle zugetheilt habe und zwar, wie ich vermuthe, mittels einer multipolaren Spindel. Diese treten bekanntlich in Folge von Polyspermie ein; meines Erachtens ist daher die Annahme, dieser Embryo sei anomal, weil eben in Folge von Polyspermie entstanden, hinreichend begründet.

Ein anderer Fall ist mir vorgekommen, wo die Anzahl der Zellen mit primitivem Kern grösser war, als sie in der Regel ist, und auch hier waren es deren s e c h s; der ganze Embryo bestand aus etwa vierzig Zellen oder darüber. Die sechs primitiven Zellen waren an einem Ende meiner Gruppe vereinigt; es folgten einige Zellen, die dicke Fragmente von Chromatin enthielten, hierauf die Masse der reducirten Zellen, welche die Furchungshöhle einschlossen. Die Form war auch hier sehr unregelmässig und liess sich unter keine der normalen einreihen.

Für solche Fälle gilt, was ich oben bemerkte: sie werden sich erst durch die Auffindung ähnlicher Eier, die jüngeren Stadien angehören, aufklären lassen.

Literatur.

1. E. Balbiani, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. 1888.
2. Th. Boveri, Zellstudien I. Jena 1887.
3. Derselbe, Zellstudien II. Jena 1888.
4. Derselbe, Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. 1887.
5. Derselbe, „Befruchtung" in Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anat. und Entwickl. 1891.
6. Derselbe, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morphol. u. Physiol. in München. Bd. VIII, 1892.
7. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. II. Rhabditis nigrovenosa. Leipzig 1882.
8. V. Häcker, Ueber Generation und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kerntheilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.
9. P. Hallez, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques nématodes. Mémoires de la Societé des Sciences de Lille. 4. serie, T. XV, 1886.
10. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 43, 1895.
11. V. Herla, Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocéphale. Archives de Biologie. T. XIII. fasc. III. 1893.
12. C. A. Kofoid, On some laws of cleavage in Limax. Contributions from Zool. Lab. of the Museum of comp. an. under the Direction of E. L. Mark. XXXIX.
13. Maupas, Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. zool. exp. et. — gen. 1888.
14. O. Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXIX. N. F. XXII.
15. A. Monti e B. Lilienfeld, Sulla localizazione microchimica del fosfero nei Tessuti. Rendiconti R. Acad. Lincei Cl. Sc. fis., mat., nat. Vol. I. 2. Sem. serie 5a. fasc. 10. 1892.
16. W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Virchow's Archiv Bd. 114.
17. L. Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung der Eier bei Asc. meg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV, 3. Heft. 1895.
18. H. Spemann, Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Abth. Anat. VIII. Bd. 3. Heft. 1895.
19. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire 1883. Archives de Biologie T. IV.

20. E. van Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3. Serie. T. XIV.
21. E. B. Wilson, The Cell-lineage of Nereis. Journal of Morph. Vol. VI. 1892.
22. R. Zoja, Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna. Anat. Anz. 1895. Bd. XI, Nr. 10.
23. O. zur Strassen, Bradynema rigidum v. Sieb. Zeit. f. w. Zool. 54. Bd., 4. Heft. 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII und XIV.

Mit Ausnahme der Figg. 1—6 sind die übrigen mittels des Zeichenapparates von Zeiss gezeichnet. Oc. 3. Ob. E.

Fig. 5. Koristka Oc. Comp. 4; Ob. imm. om. 2 mm; Rohr 160 mm.

Die Figuren 1—3 sind vom Lebenden aufgenommen; Fig. 5 von einem Schnitte, die übrigen von Präparaten, die, wie angezeigt, vorgenommen wurden (Fixirung mit Alkoholessigsäure; Färbung mit Bismarckbraun).

Zum bessern Verständniss habe ich die verschiedenen Zellengruppen verschiedenartig gefärbt:

Die Zellen (*AB*) gelb.
Die Zelle *PII* und die Serie der *P* roth.
Die Zelle *EM* und die Zelle (*E*) grün.
Die Zelle (*M*) blau.
Die Zelle (*C*) sepia.
Die Zelle (*D*) orange.

Die Bedeutung der Buchstaben ist im Texte angezeigt.

Fig. 1. Ungefurchtes, lebendes Ei. Man sieht in demselben die beiden Richtungskörper und die ungleiche Vertheilung des Nahrungsdotters.

Fig. 2. Lebendes Ei im Stadium 2: die Zelle *AB*, welche den 2ten Richtungskörper trägt, ist weniger reich an Nahrungsdotter als die Zelle *PII*.

Fig. 3. Lebendes Ei im Stadium 4: der Dotter ist reichlicher in den Zellen *PIII* und *EM* als in den Zellen *A* und *B*.

Fig. 4. Conservirtes und gefärbtes Ei, im Stadium II; in *AB* geht eben die Chromatindiminution vor. Fig. 4^1 stärker vergrössert, zeigt die vier Chromosomen, welche im Begriffe sind, sich zu spalten (bivalens).

Fig. 5. Schnitte eines Eies im Stadium 4. In *A* und *B* geht die

Chromatindiminution vor sich, *EM* und *PIII* sind noch in Ruhe: in *PIII* sind die beiden Centrosomen sehr deutlich erkennbar (abs. Alkohol, Essigsäure, Platinchlorid: R. Bordeaux. Eisenhämatoxilin von Heidenhain).

Fig. 6. Anomales Ei mit 6 Zellen, welche primitiven Kern noch besitzen; fünf dieser Zellen sind gut sichtbar, die sechste liegt unten in *x* (Ei bivalens).

Fig. 7. Uebergang von 2 zu 4 (häufigster Fall), (bivalens).

Fig. 8. Uebergang von 2 zu 4. Frühzeitige Theilung von *PII* (bivalens).

Fig. 9. Dito. Bewegung von *PIII* nach *AB* hin (bivalens).

Fig. 10. Stadium 4. Seitenansicht (bivalens).

Fig. 11. Uebergang von 4 zu 8 (von oben gesehen). *A* und *B* sind im Theilen begriffen und haben soeben die Chromatindiminution überstanden. *PIII* befindet sich in der Aequatorialplatten-Phase (Chromosomen mit primitiven Merkmalen), (bivalens).

Fig. 12. Uebergang von 6 zu 8. Seitenansicht. *a*, *b*, *α* und *β* sind in Ruhe und haben diminuirte Kerne; *PIII* hat sich fast getheilt mit einer Cariocinese primitiven Charakters; *EM*, in der soeben die (2.) Chromatindiminution stattgefunden, ist in der Theilung begriffen; man sieht in derselben bei dem Aequator der Spindel grosse Reste Chromatins (bivalens).

Fig. 13. Stadium 8, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 13bis. Dito, von der linken Seite gesehen. Bei *E* und *M* ist der Kern diminuirt, wie bei *a*, *b*, *α*, *β*; bei *PIV* und *C* ist derselbe primitiv.

Fig. 14. Uebergang von 8 zu 12, von der rechten Seite gesehen. Die Spindeln in *a* und *b* stehen rechtwinklig zu einander (univalens).

Fig. 15. Dito, von der linken Seite gesehen. Die Spindeln von *α* und *β* sind parallel (univalens: der 2te Richtungskörper enthält bloss 1 Chromosom).

Fig. 16. Stadium 12. Von der linken Seite gesehen. Die Zellen a^1, a^2, β^1, β^2 haben eine rautenförmige Anordnung: in denselben sieht man noch immer die Attraktionssphären, welche die Lage der früheren Spindeln anzeigen (bivalens).

Fig. 17. Etwas weiter vorgerücktes Stadium, gleichfalls von der linken Seite gesehen. Die vier Zellen a^1, a^2, β^1, β^2 sind wiederum rautenförmig gelagert; *M* hat sich fast getheilt, *E* ist in der Theilung begriffen. Die Spindeln von *M* und *E* sind kaum angedeutet, weil sie unter a^1 und β^1 liegen (bivalens).

Fig. 18. Uebergang von 12 zu 16 Zellen, von der rechten Seite gesehen. *M* und *E* haben sich getheilt; *C* bietet gerade die Erscheinung der Chromatindiminution dar; *PIII* behält die 4 grossen primitiven Chromosomen; a^1, a^2, b^1, b^2 haben eine etwas anomale Lage, wie im Text erwähnt wird (bivalens).

Fig. 19. Uebergang von 12 zu 16 Zellen, Ventral- und Vorderansicht. *M* ist in der Theilung begriffen, alle übrigen Zellen sind in Ruhe.

Fig. 20. Uebergang von 12 zu 16 Zellen, rechtseitige Ansicht. *C* bietet soeben die Erscheinung der (3ten) Chromatindiminution dar; P^{IV} behält die 4 primitiven Chromosomen, die (*M*) sind schon getheilt; b^1, b^2, a^1, a^2 haben die typische T-förmige Anordnung (bivalens).

Fig. 21, Fig. 21 bis. Theilung der acht (*AB*). Die Fig. 21 bis. stellt die tiefe Fläche des Eies der Fig. 21 dar. Linke Seitenansicht. *C*, P^{IV} und *E* sind noch ungetheilt; *M* ist eben im Begriff sich zu theilen. Die Anordnung der Spindeln in (*AB*) betreffend, siehe den Text (bivalens).

Fig. 22 und 22 bis. Stadium ähnlich dem vorigen, ebenfalls linksseitige Ansicht. Obwohl (P^{II}) entweder bereits getheilt oder in der Theilung begriffen sind, ist die Anordnung der Spindeln von (*AB*) die nämliche. Die Zelle $a^{2\cdot2}$ ist grösser als $a^{2\cdot1}$. In *C* findet die 3te Chromatindiminution statt (es handelt sich um ein Ei bivalens befruchtet von einem Spermatozoen univalens).

Fig. 23. Dem vorigen ähnliches Stadium, Dorsalansicht, $a^{2\cdot2}$ ist grösser als $a^{2\cdot1}$; diese beiden Zellen liegen in Medianebene.

Fig. 24. Stadium 24, linksseitige Ansicht. Alle Zellen sind in Ruhe, mit Ausnahme von *m* und μ, die sich eben theilen. In *c* und γ sieht man die dicken Reste von soeben ausgestossenem Chromatin.

Fig. 24 bis. Mit vorigem analoges Stadium in optischem Schnitt. Die Kerne der beiden Zellen (*E*) liegen mehr nach der Furchungshöhle hin. Fünf von den Zellen (*AB*) bilden die Dorsalarkade (bivalens).

Fig. 25. Etwas vorgerückteres Stadium, rechtsseitige Ansicht; *m* und μ haben sich getheilt; *c* und γ sind in der Theilung begriffen, sowie auch E^1 und E^2, wie die folgende Figur zeigt.

Fig. 25 bis. Optischer Schnitt des vorigen Embryo. Theilung von E^1, E^2, *c* und γ.

Fig. 26. Vorgerückteres Stadium (24—42). Rechtseitige Ansicht. Die Zellen (*C*) und (*M*) sind in Ruhe; *AB* sind sämmtlich in der Theilung begriffen, sowie sich auch die (*E*) theilen. Die Theilung von *D* ist frühzeitig (univalens).

Fig. 26 bis. Dasselbe Ei von Ventralseite. E^2 hat sich schon getheilt; E^1 zeigt eine Spindel. Die Zellen (*E*) senken sich eben zwischen die umgebenden Zellen hinein (univalens).

Fig. 27. Um wenig weiter vorgerücktes Ei als jenes in Fig. 26, von der rechten Seite gesehen. Die Zellen (*E*) und beinahe alle (*AB*) haben sich schon getheilt; die Zellen (*E*) sind eben im Begriff sich zu senken. *D* ist in Ruhe, wie gewöhnlich in diesem Stadium (bivalens).

Fig. 27 bis. Dasselbe Ei, Ventralansicht.

Fig. 28. Analoges Stadium, Dorsalansicht zur Veranschaulichung der Theilungen von $a^{2\cdot2}$. $a^{2\cdot1}$ senkrecht zur Symmetrie-Ebene.

Fig. 29. Ei, das von 44 zu 46 Zellen übergeht, rechtseitige Ansicht: in der Fig. 29 bis ist die tiefe Fläche desselben Eies dargestellt (s. im Text die Erklärung).

Fig. 30. Ei im 46-zelligen Stadium, von der linken Seite gesehen. Die 32 (*AB*) sind in Ruhe. Mehrere von ihnen zeigen ein Kernkörperchen.

Fig. 31. Ei von Ventralseite gesehen. Die Zellen (*AB*) gehen von 32 zu 64 über; *D* ist eben in der Theilung begriffen und zeigt die vierte Chromatindiminution, die (*E*) und zum Theil die (*M*) sind von den Ektodermzellen bedeckt; vor dem Urmund (*Bp*) liegen vier noch ungetheilte Zellen (*AB*). PV ist noch immer in Ruhe.

Fig. 32. Dorsal-ventraler optischer Schnitt eines Eies, wo PV sich eben theilt. Die (*E*) und die (*M*) sind schon mit dem Ektoderm bedeckt; die (*M*) sind in der Theilung begriffen. (Das Ei ist bivalens, befruchtet von einem Spermatozoon univalens: es hat drei Chromosomen in der Zelle PV).

Fig. 33. Embryo mit Ventralansicht. Der Urmund ist im Begriff sich zu schliessen. PV hat sich in G^1 und G^2 getheilt; c^1, γ^1 theilen sich mittels schräger Spindeln; die (*AB*) sind 64 in Ruhe (bivalens).

Fig. 34. Optischer Schnitt parallel mit der Ventralfläche eines Embryos, in welchem der Urmund völlig geschlossen war. Man sah in demselben G^1 und G^2 und 64 Zellen (*AB*). Neben den 4 Zellen (*E*) liegen zwei Zellen (*M*) auf jeder Seite (univalens).

Fig. 35. Ventralansicht. G^1 und G^2 sind in Ruhe; der Urmund ist völlig geschlossen; mehrere der Zellen (*AB*) sind in der Theilung begriffen. In *d* sieht man noch einige Reste des in Folge der vierten Chromatindiminution ausgestossenen Chromatins.

Fig. 36. Optischer Schnitt eines dem vorigen analogen Stadiums. Die Zellen μ^1 und μ^2 theilen sich gerade; m^2 ist auch im Begriffe sich zu theilen (univalens).

Fig. 37. Optischer Schnitt eines vorgerückteren Stadiums. Die 4 (*M*) haben sich getheilt (univalens).

Fig. 38. Optischer Schnitt eines noch weiter vorgerückteren Stadiums. In Folge der auch bei den 4 (*E*) eingetretenen Theilung besteht die Entodermplatte (mit Inbegriff des Mesoderms) aus 16 Zellen.

Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus.

Von

Dr. **J. Sobotta,**
Prosector am Institut für vergleichende Anatomie, Embryologie und Histologie zu Würzburg.

Hierzu Tafel XV, XVI u. XVII.

I. Einleitung.

Den Anstoss zu den nachfolgenden Untersuchungen, über deren Resultate ich bereits vorläufig berichtet hatte (35), gab eine bereits publicirte Arbeit (36) über die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus, welche mich zugleich in den Besitz eines genügend reichen Materials zur Entscheidung der Frage nach der Entstehung des „Corpus luteum“ setzte.

Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse erschien von Anfang an schon deswegen wünschenswerth, weil eine Klärung der Ansichten über die Entstehung des gelben Körpers nicht nur nicht erreicht worden war, sondern fast diametral entgegengesetzte Anschauungen bis in die neueste Zeit bestanden. Beim genaueren Studium der Literatur, insbesondere aber nach Beginn meiner eigenen Untersuchungen, erschien mir eine erneute Durchforschung des Gebietes geradezu als eine Nothwendigkeit, weil keiner der vielen Voruntersucher den richtigen Weg zur Erkenntniss der wahren Verhältnisse betreten hat resp. denselben theils die Methoden, theils ein geeignetes Material so gut wie gänzlich fehlte.

II. Literatur.

Ehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, dürfte es von Interesse sein, einen Blick auf die Literatur des Gegenstandes zu werfen.

Wenn ich hier versuche, einen literarischen Abriss der Arbeiten über die Entstehung des Corpus luteum bei Säugethieren und Menschen zu geben, so bin ich mir wohl be-

wusst, dass derselbe kein vollständiger ist. Gerade die hier in Betracht kommende Literatur findet sich an den mannigfachsten Orten, in anatomischen, physiologischen, geburtshülflich-gynäcologischen Zeitschriften, Sammelwerken, Hand- und Lehrbüchern, Akademieberichten etc. zerstreut und ein Uebersehen der einen oder andern kleinen Mittheilung, wie solche über unsern Gegenstand in ziemlich grosser Zahl existiren, kann in diesem Falle kaum zum Vorwurf gemacht werden. Einigermaassen dürften indess diese Zeilen und das beigegebene Literaturverzeichniss den Ansprüchen der Vollständigkeit genügen. Eine kleine Reihe von Arbeiten war mir nicht zugänglich. Den Inhalt derselben kenne ich daher nur aus den Mittheilungen anderer.

Eine Anzahl namentlich kleinerer Mittheilungen erörtert die Frage nach der Herkunft der das Corpus luteum zusammensetzenden Elemente fast gar nicht und kann daher hier ebenso unberücksichtigt bleiben, wie die älteste Literatur des Gegenstandes, welche zu derselben Frage schon deswegen nicht Stellung nimmt, weil die nothwendigsten Grundlagen hierzu, die Kenntniss des Säugethiereies und seines Verhältnisses zum Graafschen Follikel fehlten.

Die erste Arbeit, die daher für uns in Betracht kommt, ist die von K. E. v. Baer (1). Baer entdeckte das Ei innerhalb des Follikels, erkannte, dass letzterer durch Platzen seines Inhaltes sich entleerte und nach diesem Process sich zu dem als „gelben Körper" bereits früher beschriebenen Gebilde umwandelte. Baer beschreibt richtig am reifen Follikel drei Schichten: 1) die Membrana granulosa, das Follikelepithel, das auch heute noch diesen Namen führt, 2) das Ei mit dem Discus proligerus, 3) die bindegewebige Hülle des Graaf'schen Follikels, die Theca folliculi. An letzterer Stelle unterscheidet er wieder die zellreichere Theca interna und die mehr fibröse Theca externa. An dieser ganz richtigen Auffassungsweise des Säugethierfollikels haben fast alle späteren Untersucher festgehalten.

Bei der Bildung des Corpus luteum lässt v. Baer einzig und allein die zellreiche innere Thecaschicht betheiligt sein, eine Anschauung, die die meisten Anhänger bis in die neueste Zeit gefunden hat, der aber drei andere Ansichten gegenüber stehen. Es sind im Ganzen also bisher vier verschiedene z. Th. sogar grundverschiedene Ansichten über die Entstehung des gelben

Körpers geäussert worden, von denen aber keine einzige den thatsächlichen Verhältnissen ganz entspricht.

Baer stützt seine Anschauung darauf, dass die innere Thecaschicht schon vor dem Follikelsprung verdickt ist, und vor allem, dass diese Schicht schon die gelbe Farbe besitzt, die das Corpus luteum auszeichnet, ein Verhalten, das übrigens durchaus nicht ausnahmslos zutrifft. Baer ist von den Autoren, die über die Entstehung des Corpus luteum geschrieben haben, einer der wenigen, die wirklich relativ junge Entwicklungsstadien des gelben Körpers gesehen haben. Aber die Unvollkommenheit der Methoden, auch ein nicht genügend vollständiges Material haben ihn nicht zur Erkenntniss des wahren Sachverhalts geführt. Die spätern Untersucher haben mit wenigen Ausnahmen (Bischoff, Pflüger) überhaupt nur fertige oder nahezu fertige Gebilde vor sich gehabt, resp. frühere Stadien nicht als solche erkannt.

Ich lasse erst diejenigen Autoren folgen, welche eine von der Baer'schen abweichende Darstellung gegeben haben.

Henle (17) und Paterson[1]) (29) huldigen einer sehr merkwürdigen Ansicht, welche keine weiteren Vertreter gefunden hat. Das Corpus luteum soll sich nach ihnen aus der Metamorphose des in den leeren Follikel ergossenen Blutes bilden.

Eine dritte Ansicht, dass das Corpus luteum von den Epithelzellen der Membrana granulosa stammen sollte, wird von mehreren z. Th. hervorragenden Autoren gestützt. In erster Linie ist hier Bischoff (6—8) zu erwähnen, der bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Kaninchen-, Meerschweinchen-, Hunde- und Reh-Eies Gelegenheit hatte, frische Corpora lutea zu sehen und zu untersuchen. Bischoff ist der einzige, der die frühesten Entwicklungsstadien des Gebildes als solche erkannt hat. Indess hat er weder feinere Untersuchungsmethoden angewandt noch auch grössere Mühe auf den Gegenstand verwendet. Dieselbe Ansicht wie Bischoff äussert Meckel v. Hemsbach (25).

Pflüger (30) hat ebenfalls Corpora lutea von Thieren gesehen, die Eier in der Tube hatten und hat auch schon feinere Methoden in Anwendung gebracht. Er hält nicht nur die „Lutein-

1) citirt nach Waldeyer.

zellen" des gelben Körpers, sondern auch sein Bindegewebe für Abkömmlinge des Granulosa-Epithels.

Aehnlich äussert sich Funke (13) in seinem Lehrbuch der Physiologie.

Auch Call und Exner (10) leiten das Corpus luteum vom Epithel her, lassen die Herkunft des Bindegewebes aber im Ungewissen (nur wenige Beobachtungen).

Ferner schliesst sich Schulin (33) in gewissem Sinne derselben Ansicht an. Beim Menschen lässt er nur Blutgefässe in die Granula einwachsen und die Zellen der letzteren sich direkt in die charakteristischen Luteinzellen umwandeln. Bei Thieren allerdings sollen auch Zellen der Theca und des Ovarialstromas (?!) zu Luteinzellen werden.

Eine vermittelnde Stellung zwischen den Ansichten v. Baer's einerseits, Bischoff's und Pflüger's andrerseits nimmt hauptsächlich Waldeyer (41) ein. Derselbe lässt das Follikelepithel wuchern, später aber die Zellen zerfallen und eine „körnige Dottermasse von gelblicher Farbe" liefern. Zugleich erfolgt eine massenhafte Auswanderung farbloser Blutzellen aus den Gefässen des ehemaligen Follikels. Die so neu entstandene gefässhaltige Schicht durchdringt die gefaltete Epithelmasse der Membrana granulosa, bis schliesslich eine vollständige Durchwachsung epithelialer und bindegewebiger Elemente erfolgt, so dass beide von einander nicht zu trennen sind. Nur in der Mitte erhält sich ein rein bindegewebiger Strang. Die gebildeten Pseudodottermassen sowie eventuelle Blutcoagula werden dann (letztere unter Bildung von Hämatoidinkrystallen) resorbirt. Ursprünglich hat nach Waldeyer der epitheliale Antheil das Uebergewicht, später jedoch der bindegewebige.

Aehnlichen aber doch etwas abweichenden Ansichten hatte schon vorher Schroen (32) gehuldigt. Er nimmt ebenfalls eine Vermehrung von Follikelepithelien unter gleichzeitiger Bildung von Bindegewebe und Gefässen an; doch ist seine Darstellung, die übrigens lediglich von dem völlig fertigen Gebilde ausgeht, durchaus nicht als eine sehr klare zu bezeichnen. Er glaubt, dass gefässführende Papillen von der Follikelwand vorwachsen, die sich allmählich im Centrum des ehemaligen Follikels berühren und das Epithel vor sich herstülpen. Die Wucherung des Bindegewebes und der Gefässe geht der Epithelwucherung voran.

Präciser, aber im gleichen Sinne äussert sich auch Luschka (23). Er leitet das Corpus luteum von einer Wucherung des Granulosa-Epithels her, unterscheidet aber am fertigen Organ sehr wohl die polygonalen (Epithel-)Zellen und die stern- und spindelförmigen (Bindegewebs-)Zellen.

Die übrigen Autoren und insbesondere die meisten neueren haben sich der alten Anschauung v. Baer's angeschlossen.

Die frühesten Angaben nach Baer stammen von Valentin (39), der eigene Untersuchungen am Kaninchen anstellte und auch hier eine Wucherung der Theca interna zum Ausgangspunkt des gelben Körpers macht.

Zwicky (42), der anscheinend recht junge Stadien gesehen hat, aber nur sehr unvollkommene Untersuchungsmethoden zur Anwendung brachte, schliesst sich vollkommen der Ansicht v. Baer's an und glaubt specifische Veränderungen an der inneren Thecaschicht schon vor dem Follikelsprung constatiren zu können, Veränderungen, die auf eine alleinige Betheiligung dieser Schicht am Aufbau des gelben Körpers hinweisen sollten.

Auch His (19), der eine grössere Reihe von Untersuchungen über unsern Gegenstand angestellt hat, betrachtet das Corpus luteum für eine modificirte Theca interna folliculi, hauptsächlich deswegen, weil sie sich vor dem Follikelsprung schon verdickt und gelbe Farbe zeigt.

Ungefähr um die gleiche Zeit haben Kölliker (21) und Spiegelberg (37) sich im selben Sinne geäussert. Letzterer lässt die Zellen der Membr. granulosa durch Fettmetamorphose zu Grunde gehen. Auch er nimmt eine Wucherung der innern Thecaschicht schon vor dem Follikelsprung an, ja verschiebt dieselbe und damit die Bildung des Corpus luteum schon vor die Pubertät.

Dieselbe Quelle der Entstehung des gelben Körpers giebt Beulin (5) an. Auch nach seiner Ansicht verfallen die Follikelepithelien einer regressiven Metamorphose.

Sehr entschieden spricht sich Paladino (28) auf Grund eigener Untersuchungen für dieselbe Ansicht aus. Seine Untersuchungen beziehen sich indess nur auf ältere Stadien. Er leitet die Lutienzellen von Zellen der Theca und von Wanderzellen her, leugnet jede Betheiligung der Granulosa.

Ihm schliesst sich Cretу (11) an, der indess nur völlig ausgebildete Stadien bei Chiropteren gesehen hat.

Nagel (27) lässt auch die Membrana granulosa durch Fettmetamorphose zu Grunde gehen und die innere Thecaschicht den gelben Körper liefern.

Beneckiser (3) hat vielleicht relativ junge Stadien der corpus luteum-Bildung beim Schwein gesehen. Wenigstens scheint die Abbildung des angeblich frisch geplatzten Follikels ein corpus luteum mittlerer Entwicklung darzustellen. Sicheres lässt sich indess wegen Mangels an Uebersichtsbildern aus den Figuren nicht erkennen. (Der beschreibende Text ist unzutreffend.) Die Luteinzellen stammen nach Beneckiser von den Zellen der inneren Thecaschicht, allenfalls auch von Wanderzellen.

Hölzl (20) liefert kaum eigene Untersuchungen. Er glaubt, dass anfangs eine (gefässlose) Proliferation der Granulosa stattfinde, dann aber die Zellen derselben durch Fettmetamorphose zu Grunde gingen und definitiv von Abkömmlingen der Thecazellen ersetzt würden.

Schottländer (31) macht die neuesten Angaben über das Corpus luteum. Er schliesst sich ebenfalls der Abstammung von der inneren Thecaschicht an und leugnet mit einer bewundernswürdigen Kühnheit jegliche Betheiligung von Epithelien und Wanderzellen. Die Zellen der inneren Thecaschicht sollen genau den Habitus der Lutienzellen wiedergeben [1]).

Zwei unser Thema behandelnde Arbeiten habe ich bisher ausser Acht gelassen. Es sind das die Arbeiten von Wagner (40) und Beigel (4), welche sich in gleicher Weise durch grosse Unklarheit auszeichnen, so dass es überhaupt schwer hält, zu ersehen, was die Autoren eigentlich sagen wollen.

Wagner beginnt seine Untersuchungen in wenig passender Weise an künstlich angestochenen Follikeln eines Hundes, der begattet worden war, dessen — angeblich aber reife — Follikel nicht geplatzt waren. Er glaubt gefässreiche Wülste und Zotten zu sehen, die er sogar mit Darmzotten (!!) vergleicht.

1) Der Ausspruch Schottländer's, „dass an eine direkte Betheiligung von Wanderzellen oder gar Epithelien füglich nicht mehr gedacht zu werden braucht", ist doch mehr als kühn. Ich weiss nicht, worauf hin der Autor seine entschieden irrige Ansicht so zu vertheidigen wagt.

Diese Zotten sollen die Granulosa tragen. 14 Tage nach der Begattung sind die Zotten (des nun gebildeten Corpus luteum) gewachsen, so dass sie sich aber in der Mitte noch nicht ganz berühren, sondern noch einen mit zäher Flüssigkeit erfüllten Raum zwischen sich lassen. Nach 21 Tagen ist das Corpus luteum fertig und der Raum im Innern fehlt ganz. Wagner scheint die Luteinzellen von den Granulosazellen abzuleiten (?).

Aehnlich unklar äussert sich Beigel (4). Vor allem bezeichnet er den atretischen Follikel als Corpus luteum spurium (ebenso Paladino). Auch er spricht von zottenartigen Vorsprüngen der Follikelwand. Weder aus dem Text noch aus den Abbildungen ist etwas sicheres zu ersehen. Vielleicht handelte es sich überhaupt um pathologische Bildungen.

Die Mittheilungen Slavjansky's (34), Leopold's (22), Dalton's (12) (citirt nach Minot), Grohe's (15), Tait's (38) u. a. enthalten keine irgendwie nennenswerthe Beiträge für unsere Frage. Andere Autoren, wie insbesondere van Beneden (2) enthalten sich absichtlich einer eigenen Meinungsäusserung über den Gegenstand, da sie die Unmöglichkeit einsehen, aus dem fertigen Zustand des Gebildes Rückschlüsse auf seine Entstehung zu machen.

Den oben erwähnten Autoren folgen alle neueren Lehr- und Handbücher der Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte, so die von Gegenbaur, Rauber, O. Hertwig, Minot u. a. Auf eigenen Beobachtungen dagegen beruhen wahrscheinlich die Angaben von Bonnet (9), die sich wesentlich wohl auch nur auf ältere Stadien beziehen. Die Bildung des Corpus luteum soll auch vor dem Platzen des Follikels schon durch Wucherung der Theca interna einsetzen [1]).

Schliesslich seien hier noch wenige Worte einer Mittheilung L. Gerlach's (14) erwähnt, die auf eigenen Untersuchungen, noch dazu am selben Objekt wie die meinigen beruhen, aber den vorliegenden Gegestand nur flüchtig berühren. Gerlach hat frisch geplatzte Follikel der Maus gesehen und wahrschein-

1) Ich bedauere hier, bei meiner früheren Arbeit (36) übersehen zu haben, dass Bonnet an derselben Stelle ein aus 9 Furchungskugeln bestehendes Katzenei abbildet. Es wäre das in meinen Angaben über die bisherigen Beobachtungen gefurchter Säugethiereier nachzuholen.

lich auch junge Corpora lutea beobachtet. Er theilt indess nur mit, dass in der Hälfte der Fälle beim Follikelsprung eine Blutung erfolgt und dass eine sehr schnelle Verklebung der Rissstelle auftritt.

Untersucht wurden von einer Reihe der oben genannten Autoren menschliche Ovarien (Luschka, Spiegelberg, Wagner, His, Paladino, Schulin, Beulin, Hölzl, Nagel, Schottländer), ferner Eierstöcke vom Hund (Bischoff, Pflüger, Wagner, Schulin, Paladino, Beulin, Beneckiser, Bonnet), von der Katze (v. Baer, Zwicky, Pflüger, Paladino, Beulin, Beneckiser, Bonnet), vom Schwein (v. Baer, Zwicky, Paladino, Beulin, Beneckiser, Bonnet), von der Kuh (Zwicky, Waldeyer, Schulin, Beneckiser, Bonnet), vom Schaf (Beneckiser, Bonnet), vom Pferd (Schulin, Beneckiser, Bonnet), vom Reh (Bischoff), vom Hirsch (Paladino), vom Kaninchen (Bischoff, Pflüger, Valentin, Schrön, Call und Exner), vom Meerschwein (Bischoff, Schulin), von der Ratte (Schulin, Schrön), von der Maus (Schulin, Gerlach), von Nagern überhaupt (Wagner), von Chiropteren (v. Beneden und Crety), vom Maulwurf (Wagner).

III. Material und Methode.

Ich kann mich in diesem Abschnitt kurz fassen und auf das Material einer früheren Arbeit (36) verweisen, das auch für diese Untersuchungen die Hauptgrundlage bildete. Den 1459 Eiern, die ich im Eileiter der Maus in den ersten $3^1/_2$ Tagen nach der Loslösung aus dem Ovarium gefunden habe, entsprechen ebensoviel junge Corpora lutea resp. frisch geplatzte Follikel, die ausnahmslos zur Untersuchung kamen und zwar auf vollständigen Schnittserien. In Betreff der Behandlungsweise der Präparate verweise ich ebenfalls auf meine frühere Arbeit[1]).

1) Die von mir fast ausschliesslich angewandte Färbung war eine Eisenhämatoxylinfärbung, bei der als Beize Liquor ferri sulfuric. oxyd. angewandt wurde. Die Methode ist nach einer von Benda zuerst angegebenen modificirt. Ich brauchte diese Methode, weil es mit ihr möglich ist, nach Conservirung in Osmiumgemischen schöne und äusserst distincte Kernfärbungen mühelos zu erzielen, dabei aber auch, was für meine Untersuchungen erst in zweiter Linie in Betracht kam (für die meisten Fälle übrigens gar nicht), achromatische Kernbestandtheile, Centrosomen und Protoplasmastructuren deutlich genug hervortreten zu lassen. Ich halte die von mir angewandte Methode nicht

Ausserdem wurden zum Zweck dieser Untersuchung noch eine Reihe weiterer Präparate angefertigt. Zunächst wurden in den ersten 4 Tagen nach erfolgreicher Begattung getödtete Thiere injicirt, um die Entwicklung der Gefässe des Corpus luteum kennen lernen zu können. Auf diese Weise stieg die oben angegebene Zahl von Tubeneiern resp. zugehörigen Corpora lutea auf ungefähr 1500.

Die Injection geschah mit Berlinerblaugelatine vom Bulbus

---

etwa für ein specifisches Centrosomfärbemittel. In dieser Beziehung kann und soll die von mir angewandte Färbung nicht etwa mit der M. Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinmethode concurriren. Für meine Zwecke aber gebe ich meiner Methode entschieden den Vorzug. Die Präparate, die ich von Mäuseovarien etc. (nach Conservirung mit Flemming'scher Lösung) mit der M. Heidenhain'schen Methode behandelt habe, waren weder schöner gefärbt als die meinigen, noch zeigten sie irgend welche sonstigen Vorzüge. Im Gegentheil die differente Färbung des epithelialen und bindegewebigen Antheile des Ovars, welche wieder in verschiedenen Nuancen bei meiner Methode auftritt, je nachdem, ob es sich um jüngere oder alte Follikel, oder Follikel und Corpora lutea handelte, diese fehlte bei der Behandlung nach Heidenhain so gut wie ganz, und gerade darauf beruht der Vorzug der Methode vor andern. Was man mit Leichtigkeit und unter Anwendung verhältnissmässig schwacher Vergrösserungen an den in Entwicklung begriffenen Corporibus luteis nach Conservirung mit Flemming'scher Lösung und der von mir bevorzugten Eisenhämatoxylinfärbung erkennt, entgeht nach anderer Vorbehandlung oft auch bei starken Vergrösserungen. Insbesondere fehlt bei Sublimat und Pikrinsublimatconservirung die schöne Differenzirung der unten zu besprechenden jungen Bindegewebszüge der Corpora lutea gegenüber dem Epithel. Aeltere gelbe Körper dagegen werden auch nach Sublimat- etc. Behandlung und (namentlich) nachfolgender Hämatoxylin-Eosinfärbung recht schön. Nur fehlt dann das Fett in den Luteinzellen, das nach Behandlung mit Flemming'scher Lösung wiederum recht deutlich ist. Die von mir in angegebener Weise behandelten Ovarien, namentlich älterer Thiere, zeigen daher wenigstens sechs verschiedene Farbentöne, die ausserordentlich werthvoll für die Beurtheilung der verschiedenen Processe sind.

Uebrigens fällt dieser Vortheil weg, wenn man, was auch möglich ist, nach Analogie der M. Heidenhain'schen Färbung statt mit dünner Salzsäure mit der angewandten Eisenbeize (Liq. ferr. sulf. ox. 1:3–5) entfärbt. Ich empfehle daher Entfärbung mit Salzsäure. Wenn man gut neutralisirt und auswäscht, bleiben die Präparate jahrelang (vielleicht für immer) unverändert.

aortae aus. Conservirt wurde in Pikrinsublimat, gefärbt mit Boraxkarmin.

Ferner wurden Thiere in den verschiedendsten Stadien der Trächtigkeit getödtet und die Ovarien theils in der früher angewandten Weise, theils ebenfalls nach Injektion untersucht.

Meine Untersuchungen beziehen sich also nur auf eine einzige Säugethierspecies, sind aber bei derselben an einem so vollständigen Material unternommen, dass ich mich wohl der berechtigten Hoffnung hingeben kann, mit dieser Mittheilung die so oft vergeblich erörterte Frage definitiv zu lösen.

Ich brauche übrigens wohl kaum zu erwähnen, dass die Ovarien der getödteten Thiere, da nur in wenigen Fällen das erste Mal erfolgreich begattete Thiere benutzt wurden, nicht bloss die zu den betr. Eiern oder Embryonen gehörigen Corpora lutea enthielten, sondern auch in z. Th. grosser Anzahl solche älteren Datums. Auch von einem nicht geringen Theil der letzteren war übrigens, wie aus der von mir angewandte Methode (siehe meine frühere Arbeit S. 23) unmittelbar hervorgeht, das Alter genau bekannt.

Im ganzen habe ich daher nicht bloss mehrere, sondern viele tausend Corpora lutea der Maus gesehen. Von diesen waren jedoch, wie wir unten sehen werden, für das Studium der Entstehung des Gebildes nur die nicht mehr als drei Tage alten zu gebrauchen.

VI. Der sprungreife Follikel.

Ich beginne meine eigenen Untersuchungen mit einer Schilderung des sprungreifen Follikels. Ich habe in meiner früheren Veröffentlichung schon einige Angaben über das Gebilde gemacht, möchte jedoch hier etwas ausführlicher darauf zurückkommen.

Fig. 1 stellt neben einem soeben geplatzten Follikel einen sprungreifen dar. Ich darf denselben als solchen bezeichnen, da das betreffende Thier mit Sicherheit während der Ovulation getödtet wurde. Die gute Hälfte der Follikel beider Ovarien war noch ungeplatzt, die übrigen soeben geplatzt.

Vom Liquor folliculi und vom Ei kann ich hier absehen und auf das früher Gesagte verweisen (36). Auffällig ist das Verhalten des Follikelepithels, der sog. Membrana granulosa und

der inneren Thecaschicht. Ersteres ist nach der der Oberfläche des Ovariums und spätern Sprungstelle entgegengesetzten Seite zu einer dichten Masse angehäuft, während es an der Oberfläche des Follikels nur eine ein- bis zweifache Lage abgeplatteter Zellen bildet, an der späteren Sprungstelle auch wohl gänzlich fehlt. Die Zellen des Follikelepithels liegen in ungefähr radiärer Anordnung ungemein dicht, so dass Zellgrenzen selbst bei Anwendung starker Vergrösserungen nur schwer zu erkennen sind.

Zellen wie Kerne sind ziemlich klein, kleiner als bei wachsenden und jungen Follikeln. Durch fortgesetzte Theilung der Follikelepithelien ohne grössere Pausen wird die Zell- wie Korngrösse allmählich etwas reducirt. Die ersteren messen an reifen Follikeln der Maus in der längsten Ausdehnung 8—9 μ (beim Menschen nach Luschka 9 μ), letztere in der längsten Ausdehnung 7 μ, in der kürzesten nur ca. 4 μ (die Kerne wie Zellen sind stark länglich).

Die Kerne zeigen auch zur Zeit der vollen Sprungreife meist noch ziemlich viel Mitosen, doch wechselt die Zahl. Die unterste an die Theca grenzende Lage des Follikelepithels ist regelmässiger in der Anordnung wie das übrige Epithel und bildet auf diese Weise eine Art Grenzschicht gegen die Theca, ohne dass eine irgendwie erkennbare Basalmembran (Glashaut der Autoren) nachzuweisen wäre (vergl. Fig. 2a).

Die innere zellreiche Thecaschicht reifer Follikel zeigt das für das Epithel beschriebene Verhalten in fast noch höherem Maasse. Sie fehlt an der ganzen Oberfläche des Eierstocks, nicht bloss an der Sprungstelle, gänzlich, ist aber an der entgegengesetzten Seite des Follikels stark verdickt. Ihre Elemente sind grosse, kurz spindelförmige, protoplasmareiche Zellen mit grossem meist runden Kern (vergl. Fig. 2a), dessen Chromatin hauptsächlich in der Nähe der Kernmembran angehäuft erscheint. Die Zellen zeigen nie zur Zeit der Sprungreife Mitosen. Sie sind an sprungreifen Follikeln meist, wenn auch allerdings nicht ganz constant mit feinen Fettkörnchen erfüllt. Auch die Menge des Fettes kann wechseln.

Die innere Thecaschicht scheint aus diesem Grunde (vielleicht auch wegen Pigmentgehalts) bei Thieren, welche grössere Follikel haben als die Maus, schon makroskopisch gelb auszusehen. Daher nahm ein grosser Theil der Autoren, weil auch die Corpora

lutea bei vielen Thieren im ausgebildeten Zustand wirklich gelb sind, eine direkte Abstammung der Luteinzellen, an welche die gelbe Farbe gebunden ist, von dieser Schicht der Theca folliculi an, ohne sonstige Anhaltspunkte für diese Anschauung.

Bei andern Thieren soll auch eine genaue Uebereinstimmung der Zellformen der Theca- und Luteinzellen bestehen, so nach Schottländer (31) auch beim Menschen.

Dabei giebt übrigens Schottländer in Uebereinstimmung mit v. Beneden an, dass die Thecazellen nur an solchen Follikeln Fett enthalten, die zu Grunde gehen. Für die Maus muss ich das entschieden bestreiten. Gerade sprungreife und soeben geplatzte Follikel enthalten fast stets Fett in der Theca. Trotzdem sind die Zellen der inneren Thecaschicht grundverschieden von den Luteinzellen des gelben Körpers.

v. Baer (1), Zwicky (42), His (19), Spiegelberg (37), Paladino (28) und Schottländer leiten wegen der (angeblichen) Aehnlichkeit beider Zellformen die Luteinzellen von den Thecazellen ab. Insbesondere für v. Baer und His war die gelbe Farbe hierfür besonders maassgebend. Auch im Lehrbuch von Minot-Kaestner (26) findet sich auf Grund eigener Untersuchungen dieselbe Anschauung.

Die äussere mehr fibröse Thecaschicht umgiebt den ganzen Follikel, ist jedoch ebenfalls an der Oberfläche dünner als am entgegengesetzten Pol. Bei dem Process der Bildung des Corpus luteum spielt sie keine Rolle.

V. Der frisch geplatzte Follikel.

Frisch geplatzte Follikel sind wahrscheinlich bisher in der Literatur noch nicht beschrieben. Denn die Gebilde, welche von verschiedenen Autoren für solche gehalten worden sind, verdienen diese Bezeichnung nicht, soweit aus der Beschreibung resp. den Abbildungen der Autoren hervorgeht.

Ueber den Modus der Berstung des Graaf'schen Follikels habe ich in meiner früheren Veröffentlichung (36) bereits berichtet, dort auch einen von mir beobachteten Fall eines platzenden Follikels abgebildet. Ich setze daher hier mit der Beschreibung soeben geplatzter Follikel ein.

Einen solchen stellt Fig. 1 neben dem beschriebenen sprungreifen dar. Er zeigt fast genau dieselben Charaktere, wie der

ungeplatzte Follikel, nur fehlt das Ei mit dem Discus proligerus, welches mit dem grössten Theil der Follikelflüssigkeit entleert ist. (Das betreffende Ei lag noch innerhalb der Ovarialkapsel, noch nicht in der Tube.) Die Rissöffnung des Follikels ist deutlich zu erkennen, anscheinend aber schon epithelial verklebt.

Das ganze Gebilde ist nach Entleerung seines Hauptinhaltes natürlich collabirt und insbesondere die Epithellage der Membrana granulosa erscheint daher dicker als am ungeplatzten Follikel; in gewissem Grade ist dasselbe auch an den Schichten der Theca folliculi der Fall.

Sonstige irgendwie nennenswerthe Unterschiede bestehen nicht.

Es hat in diesem Falle wie gewöhnlich also keine Blutung beim Platzen des Follikels stattgefunden. Letzteres ist bei der Maus überhaupt nicht die Regel; in gut $^2/_3$ der Fälle (nach Gerlach $^1/_2$) findet keine Blutung oder wenigstens keine nennenswerthe Blutung statt. Es bleibt vielmehr ein Theil des Liquor folliculi im geplatzten Follikel zurück, der allenfalls einige Blutkörperchen enthält. In kaum $^1/_3$ der Fälle dagegen kommt es zu einer Blutung, die aber von sehr verschiedener Intensität sein kann.

Die Blutung beim Follikelsprung ist lange Zeit für charakteristisch gehalten worden und gilt auch heute noch meist dafür, obwohl schon von älteren Autoren sichere Belege dafür gegeben worden sind, dass sie fehlen kann. Schon v. Baer (1) scheint die Blutung nicht für constant zu halten. Bischoff (6—8), dessen Angaben besondere Beachtung verdienen, weil sie an geeignetem Material angestellt sind, vermisst die Blutung stets beim Meerschweinchen; auch beim Hund, bei der Kuh und beim Kaninchen ist sie nach Bischoff selten. Zwicky (42) findet Blutung regelmässig beim Schwein, auch Schrön (32) scheint sie für constant zu halten, ebenso Paladino (28).

Henle (17) und Paterson (29) glauben nicht bloss, dass die Blutung constant sei, sie halten sie sogar für das Wesentliche und lassen das ganze Corpus luteum aus einer direkten Metamorphose des ergossenen Bluts hervorgehen.

Den entgegengesetzten Standpunkt vertritt Pflüger (30). Er fand, wenn er den Thieren vorsichtig die Bauchhöhle öffnete, ohne sie gewaltsam zu tödten, niemals Blutcoagula, weder beim

Hund, noch bei der Katze, Kaninchen, Wiederkäuern; dagegen häufig, wenn er die Thiere durch Schlag auf den Kopf oder Halsdurchschneiden tödtete. Er fand dann aber auch Blut in Graaf'schen Follikeln. Auch glaubt Pflüger, dass, im Falle wirklich beim Follikelsprung eine Blutung stattfinden sollte, sich das Blut durch die Rissöffnung in die Bauchhöhle ergiessen müsste. Auch die Anwesenheit von Hämatoidinkrystallen sei kein Beweis für eine ehemalige Blutung.

Luschka (23) hält im Gegensatz zu Pflüger die Blutung für normal.

Waldeyer (41) giebt an, dass bei Säugethieren durchaus nicht immer eine Blutung erfolge; er hält dieselbe ebenfalls für die Ausnahme.

Kölliker (21) hat auch beim Menschen Blutung vermisst.

Spiegelberg (37) giebt an, dass die Blutung beim Menschen unbedeutend sei, ebenso bei der Kuh. Sie fehlt beim Pferd und Schaf, ist dagegen stark und bedeutend beim Schwein. Leopold (22) hält sie für unbedingt normal.

Benckiser hält das Coagulum auch beim Schwein für inconstant.

Schulin (33) scheint dasselbe für constant zu halten.

Hensen (18) giebt für den Menschen eine bedeutende Blutung, lässt dieselbe bei Thieren dagegen meist fehlen.

Mit die meiste Beachtung verdienen wohl die anscheinend auf grossen Erfahrungen beruhenden Angaben Bonnet's (9). Nach ihm ist die Blutung erheblich beim Pferd und Schwein, gering bei Wiederkäuern und Fleischfressern. Bei Wiederkäuern ist das Coagulum hochroth, beim Pferd und Schwein dunkelroth bis schwarzroth.

Gerlach (14) giebt für die Maus, wie gesagt, in der Hälfte der Fälle eine Blutung an.

Die andern Autoren äussern sich zu dieser Frage nicht bestimmt. Uebrigens verdient auch von den eben angeführten Angaben nur ein Theil wesentliche Berücksichtigung, da die Beobachtungen zumeist an fertig gebildeten Corporibus luteis gemacht sind, bei denen die letzten Reste eines ehemaligen Blutergusses sicherlich schon geschwunden waren, wie sie das bei der Maus in sehr kurzer Zeit und sehr vollkommener Weise thun.

Die sicherlich ganz irrige Ansicht Henle's und Paterson's

von der Constanz der Blutung und der Metamorphose des Coagulums hat keine Anhänger gefunden und kann, da die Blutung ja auch nicht einmal beim Menschen, geschweige denn bei den übrigen Säugern constant ist, ein für allemal als abgethan gelten.

Pflüger's Annahme, dass die Blutung, wo sie sich finde, pathologisch sei, trifft ebenfalls nicht zu, obwohl es sehr gut möglich ist, dass Pflüger unter den wahrscheinlich wohl nur wenigen ganz jungen gelben Körpern resp. frisch geplatzten Follikeln, die er beobachtete, keinen mit Bluterguss fand. Auch Bischoff (6—8) hat ja nur wenige, beim Meerschweinchen sogar gar keine Blutergüsse[1]) gefunden. Die theoretischen Gründe Pflüger's gegen die Möglichkeit eines normalen Blutergusses sind übrigens an und für sich nicht stichhaltig.

Zunächst findet man auch bei Thieren, die ganz vorsichtig z. B. durch Chloroform getödtet sind, nicht ganz selten Blutergüsse in geplatzten Follikeln resp. jungen gelben Körpern, mitunter neben solchen, die wenig oder gar kein Blut enthalten. Ferner habe ich nie sonstige Blutungen im Ovar gesehen, auch nicht, wenn die Thiere durch Nackenstich etc. getödtet worden waren und in einem oder mehreren gelben Körpern starke Extravasate zeigten. Ein Graaf'scher Follikel mit Blut[2]) ist mir bei fast 2000 Mäuseovarien, die ich untersucht habe, nie begegnet.

Warum sollte übrigens durch die beim Tödten der Thiere angeblich angewandte Gewalt im selben Ovar ein corpus luteum sich mit Blut füllen, die anderen nicht, oder eins sich mit Blut prall anfüllen, ein zweites nur zur Hälfte, ein drittes nur mit wenigen Blutkörperchen, ein viertes gar nicht?

Aber selbst angenommen, dass dies möglich wäre, so unwahrscheinlich es auch klingt, es lässt sich sicher beweisen, dass Pflüger's Anschauung unrichtig ist. Man findet nämlich bei der Maus in Corporibus luteis von z. B. 24, 48, 60 Stunden noch

1) Es ist leicht möglich, dass Bischoff wie Pflüger Corpora lutea beobachteten, die kein Blut mehr enthielten, weil dasselbe schon resorbirt worden war. Das kann beim Meerschwein leicht eben so schnell erfolgen wie bei der Maus, nämlich in drei Tagen.

2) Vielleicht sind übrigens die von Pflüger beobachteten Graaf'schen Follikel mit Blut junge Corpora lutea gewesen, was, wie wir unten sehen werden, durchaus nicht unmöglich ist.

Blut, aber in verändertem Zustande je nach dem Alter, so dass es unzweifelhaft ist, dass das Blut in diesen Fällen, die zwar nicht die Regel, häufig sogar die Ausnahme darstellen, beim oder bald nach dem Follikelsprung in das Corpus luteum gelangt ist. Nach 24 Stunden ist das Blut noch fast unverändert, nach 50 Stunden werden schon die rothen Blutkörperchen undeutlich, nach 60 Stunden ist nur noch diffuser Blutfarbstoff vorhanden.

Pflüger führt noch ein Argument gegen die Möglichkeit einer Blutung an, nämlich dass das Blut in die Bauchhöhle gelangen müsste. Bei der Maus ist das unmöglich, weil das Ovarium eine vollständige Kapsel besitzt. Es müsste also die Blutung in den Periovarialraum erfolgen, was aber thatsächlich nicht vorkommt.

Es würde wohl vorkommen, wenn beim Follikelsprung eine Arterie mittleren oder auch kleineren Calibers angerissen würde und der Follikel sich nicht sofort nach Entleerung seines normalen Inhalts sich schlösse. Erstlich sind aber die Gefässe, aus denen die Blutung erfolgt, zumeist Capillaren, höchstens kleine Venen. Das Blut tritt also nur unter geringem Drucke aus. Ferner erfolgt die Blutung sicherlich nicht auf einmal, sondern allmählich, auch erfolgt sie nicht unmittelbar nach dem Follikelsprung, vorausgesetzt natürlich, dass überhaupt Gefässe angerissen sind, denn man findet nie in ganz frisch geplatzten Follikeln Blut. Es ist das sehr leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass die Follikel doch hauptsächlich unter dem Druck des umgebenden Ovarialgewebes platzen und dass durch diesen Druck die kleinen Gefässe comprimirt werden. Eine Blutung erfolgt dann eventuell erst, wenn der Druck nachlässt, z. B. wenn alle reifen Follikel desselben Eierstocks gesprungen sind. Das Blut sickert dann vermuthlich sehr langsam in die Höhlung des ehemaligen Follikels, dessen Rissstelle aber schon verklebt ist. Die epitheliale Verklebung erfolgt anscheinend unmittelbar nach dem Follikelsprung. Selbst die Regeneration des Keimepithels und die völlige Vernarbung erfolgt in wenigen Stunden.

Es dürfte das Verhalten der Blutung bei oder nach dem Follikelsprung sich für die verschiedenen Säugethierspecies ungefähr folgendermaassen verhalten, wenn ich die glaubwürdigsten Angaben aus der oben citirten Literatur zusammenfasse:

Beim Menschen ist die Blutung inconstant, wenn vor-

handen, meist gering, selten erheblich. Stark und constant oder nahezu constant ist dieselbe beim Schwein und bei der Stute. Bei Wiederkäuern und Fleischfressern ist die Blutung, wenn überhaupt vorhanden, gering, fehlt anscheinend häufig aber ganz. Bei der Maus ist sie nicht selten, mitunter sogar erheblich, fehlt meist doch aber gänzlich. Ebenso oder in noch höherem Maasse bildet sie bei andern Nagern die Ausnahme. Beim Reh und Hirsch scheint Blutung häufig zu sein.

Wie schon gesagt, kommen blutige und nicht blutige Corpora lutea zu gleicher Zeit lossgestossener Eier im selben Ovarium vor. Dass sämmtliche Corpora lutea derselben Ovulation in einem oder gar beiden Ovarien mit Blut gefüllt waren, habe ich nicht beobachtet; wohl aber, dass von vieren drei Blut enthielten. Die Blutfüllung kann eine recht variable sein. Einige Blutkörperchen bis zu einigen Hundert finden sich in jungen gelben Körpern ziemlich häufig. Sie stammen dann aus vielleicht nur einer einzigen Capillare (vergl. Fig. 11).

Nicht selten findet man schon etwas erheblichere Blutungen, die aber nicht genügen, um den Binnenraum des gelben Körpers auszufüllen. Daneben kommen aber auch ganz erhebliche Extravasate vor. Das Extremste, was ich je gesehen, zeigt Fig. 9. Fig. 8 stellt einen jungen gelben Körper mit vollständiger, aber nicht erheblicher Blutung dar.

Der im Anfang des Capitels beschriebene geplatzte Follikel war ein solcher, der sein Ei erst vor wenigen Minuten, vielleicht nur Secunden, entleert hatte. Er zeigte, wie gesagt, gegenüber dem benachbarten sprungreifen Follikel der Fig. 1 keine nennenswerthen Verschiedenheiten.

Betrachtet man nun aber geplatzte Follikel, die bereits vor einer halben bis anderthalb Stunden sich ihres Inhalts entledigt haben, deren Eier dann schon im Anfangstheil der Tube sich befinden, so findet man bereits ein etwas abweichendes Verhalten.

Einen solchen Follikel stellt Fig. 2 dar und zwar ein recht typisches Beispiel. Der ehemalige Follikel ist recht stark zusammengedrückt und sein Inhalt ist sehr vollständig entleert worden. Daher stellt er auch ein sehr kleines Gebilde dar mit dicker Wand. Die Rissstelle ist sichtbar, aber bereits vollständig verklebt und auf keinem Schnitt mehr offen. Das Epithel zeigt noch spärliche Mitosen, sämmtlich aber in den End-

phasen. Es scheinen also nur noch die von dem Follikelsprung eingeleiteten Mitosen noch abzulaufen, neue wohl gar nicht mehr einzusetzen.

Die Granulosa stellt eine sehr dicke Masse dar, welche, wie häufig bei den Gebilden dieses Stadiums, den Charakter einer namentlich an der Basis leicht eingefalteten Haut zeigt. In die Falten springen kurze stumpfe Fortsätze der inneren Thecaschicht vor. Letztere ist ebenfalls (durch die Compression) verdickt, viel dicker als am sprungreifen Follikel. Der Grund ist derselbe wie beim Epithel; das ganze Gebilde nimmt kaum noch die Hälfte der Grösse des sprungreifen Follikels ein.

Die Zellen der innern Thecaschicht sind gross, mit Fett beladen; die Kerne rund, z. Th. in Mitose begriffen (vgl. Fig. 2a). Die Ansammlung von Fettkörnchen ist nicht auf eine regressive Metamorphose der Zelle zu beziehen. Dieselben stellen hier entschieden nur ein aufgespeichertes Nährmaterial dar, was wohl am sichersten daraus hervorgeht, dass die mit Fett beladenen Zellen sich mitotisch theilen, also im Zustande normaler Vermehrung sich befinden.

Innerhalb dieser Schicht liegen jetzt ziemlich zahlreiche farblose Blutzellen, die anscheinend aus den hier gelegenen Gefässen ausgetreten sind. Einige finden sich auch bereits in den untern Schichten des Epithels.

Was wir also an Veränderungen gegenüber dem vorhin beschriebenen frisch geplatzten Follikel zu verzeichnen haben, ist eine nicht gerade intensive, aber doch deutliche Vermehrung der Zellen der inneren Thecaschicht und das Auftreten von Wanderzellen in dieser Schicht und im Epithel.

Die ganze Theca interna ist übrigens an Masse ganz erheblich geringer als das Epithel und dürfte kaum den zwanzigsten Theil des Rauminhalts einnehmen, den letzteres ausfüllt. Die Grenze zwischen Epithel und Theca ist jetzt noch eine ganz scharfe, wenngleich auch (ebensowenig wie am sprungreifen Follikel) die Existenz einer trennenden Basalmembran nachzuweisen ist. Die Verschiedenheit der Elemente beider Häute macht die Trennung schon bei schwacher Vergrösserung sehr deutlich.

Ich bemerke noch ausdrücklich, dass sich im Epithel keinerlei Degenerationserscheinungen zeigen, dass sich vielmehr sogar noch Mitosen in den Zellen finden. Es haben viele Autoren —

natürlich diejenigen, welche der inneren Thecaschicht die ganze Aufgabe der Bildung des gelben Körpers zuschreiben — behauptet, dass das Epithel durch regressive (Fett)-Metamorphose zu Grunde gehen sollte (Spiegelberg [31], Beulin [5], Hoelzl [20], Nagel [27] u. a.); einige wollen sogar schon vor dem Follikelsprung diese Metamorphose beobachtet haben (Spiegelberg, Nagel).

Eine noch grössere Anzahl von Autoren giebt überhaupt nicht an, wo die Masse des Follikelepithels hingelangt, obwohl sie ihr jede Betheiligung am Aufbau des Corpus luteum absprechen. Einige vermissen sogar direkt Spuren einer Fettmetamorphose. Wie sich diese Autoren denken, dass die 20—25000 Epithelzellen — soviel enthält ungefähr ein reifer Follikel der Maus nach Abzug des Discus proligerus — innerhalb einer oder höchstens einiger Stunden spurlos verschwinden, ist mir nicht recht klar geworden.

Weder von einem Zugrundegehen des Epithels durch Fettmetamorphose oder sonstige Veränderungen kann die Rede sein, noch auch davon, dass die gesammte Membrana granulosa mit dem Ei ausgestossen werde, wie das hauptsächlich Paladino (28) behauptet.

Was den letzten Punkt betrifft, so habe ich bereits in meiner früheren Arbeit (36) gezeigt, dass, wie dies wohl alle Anatomen ausser Paladino u. w. a. angenommen haben, das Ei lediglich mit dem Discus entleert wird. Die ganze übrige Menge der Granulosa, ungefähr das 100fache, bleibt im geplatzten Follikel zurück, wie wohl zur Genüge aus den früher und jetzt gegebenen Abbildungen hervorgeht.

Was die Fettmetamorphose betrifft, so sagte ich schon, dass man keine Spur einer solchen weder vor, noch zur Zeit des Follikelsprungs, noch später bei der Maus findet. Auch bei andern Säugern dürfte das nicht anders sein, zumal verschiedene Autoren eine solche auch hier vermissen.

Uebrigens müsste die Fettmetamorphose eine unglaublich rapide sein, wenn man nicht mit Spiegelberg (31) u. a. der (falschen) Ansicht huldigt, dass die Fettmetamorphose schon vor dem Follikelsprung beginnt [1]). In einigen Stunden müsste sonst

1) Einige Autoren lassen ja sogar die Follikelflüssigkeit der Graafschen Bläschen durch die Fettmetamorphose der Epithelien entstehen!

das ganze Epithel durch den Process spurlos vernichtet sein was wohl ohne Analogie auch in pathologischen Fällen wäre. Wir werden übrigens auch im Folgenden noch zur Genüge sehen und an einem sicher ausreichenden Material, dass das Epithel erhalten bleibt.

Ich bilde in Fig. 3 noch ein Präparat ab, welches sich hier anschliesst. Es stellt zwei nebeneinander liegende kürzlich geplatzte Follikel dar, welche aber in gewissem Sinne schon ein etwas weiter entwickeltes Stadium darstellen als Fig. 2. Die geplatzten Follikel der Figg. 1, 2 und 3 repräsentiren drei recht verschiedene Typen. Ich habe sie deswegen aus der grossen Zahl der mir in diesem Stadium zur Verfügung stehenden Gebilde (ca. 200) ausgewählt.

Die beiden geplatzten Follikel der Fig. 3, die übrigens höchstens $^1/_2$—1 Stunde älter sind als der der Fig. 2, zeigen insofern einen Fortschritt, als die Rissstelle nicht bloss oberflächlich verklebt, sondern durch Epithel fest geschlossen ist. Die weiche Epithelschicht der Membrana granulosa verschliesst wohl durch einfache Zellverschiebung (ohne wesentliche Regeneration) die Rissöffnung. Das vor dem Follikelsprung stark abgeplatzte Keimepithel, dass an der Stelle der Rissöffnung natürlich eine vollständige Continuitätstrennung erfahren hatte, hat sich wieder ergänzt und überzieht bereits als cylindrische Zellschicht den geplatzten Follikel [1]).

Die Compression der beiden in Fig. 3 abgebildeten Follikel war eine sehr vollständige, so dass die Follikelflüssigkeit ganz entleert worden und der ehemalige Follikelraum nur noch in Gestalt eines schmalen Spaltes erkennbar war. Das Epithel beider ehemaligen Follikel zeigt noch Mitosen und zwar mehr als man gewöhnlich nach dem Follikelsprung noch findet. Ausserdem zeigten die Gebilde auch bereits die oben beschriebenen in Fig. 2a abgebildeten Kerntheilungen in der inneren Thecaschicht (jedoch — zufällig — in weniger reichlichem Maasse) und Leucocyten, wenigstens in der Theca.

Diese beiden geplatzten Follikel zeigen übrigens einen nicht seltenen, wenn auch hier etwas extremen Grössenunterschied.

1) Man kann übrigens nach dem Follikelsprung deutlich Mitosen im Keimepithel neben der Rissstelle sehen.

Namentlich die Masse der Epithelzellen ist in beiden eine nicht unerheblich verschiedene.

In der Literatur finde ich keine Beschreibung oder Abbildung eines frisch geplatzten Follikels, die ich als solche gelten lassen könnte. Insbesondere sind auch die von Beneckiser (3) so bezeichneten Gebilde zwar (nach den Abbildungen zu urtheilen) vielleicht noch in Entwicklung begriffene Corpora lutea aber keine frisch geplatzten Follikel. Auch Bischoff (6—8) scheint diese Gebilde nicht gesehen zu haben. Diejenigen Autoren, welche ihnen vielleicht auf einzelnen Schnitten begegnet sind, haben sie wohl für seitlich angeschnittene ungeplatzte Follikel gehalten. Auf Schnittserien und mit Bewusstsein hat niemand diese Gebilde bisher untersucht und beschrieben.

VI. Die erste Anlage des Corpus luteum.

Die eben beschriebenen geplatzten Follikel, an denen die Rissöffnung schon völlig geschwunden war, leiten bereits über zum Corpus luteum in seiner ersten Entwicklung. Man wird die zuletzt beschriebenen Gebilde — ich sehe von der Unzweckmässigkeit des Namens überhaupt ab — kaum als Corpora lutea bezeichnen, während das Gebilde, zu dessen Beschreibung ich jetzt übergehe, und das kaum eine Stunde älter ist, den Namen eines geplatzten Follikels schlechterdings nicht mehr verdient.

Die jetzt in Betracht kommenden Gebilde — ungefähr drei bis vier Stunden nach dem Follikelsprung — sind für die Lösung der Frage nach der Herkunft der Elemente des Corpus luteum die wichtigsten, indem sich an ihnen die Abstammung der Elemente des gelben Körpers direct und unzweifelhaft bei einem genügend reichen Material verfolgen lässt.

Das in Fig. 4 dargestellte Gebilde schliesst sich noch unmittelbar an die in Fig. 3 abgebildeten geplatzten Follikel an, hat auch ungefähr noch dieselbe Form. Das Epithel ist jetzt so gut wie frei von Mitosen, dagegen haben die grossen Thecazellen solche, wenn auch nicht übermässig viel. Im Centrum des Gebildes zeigt sich bereits eine etwas grössere Flüssigkeitsansammlung, die indess auch als aus dem geplatzten und nicht sehr stark comprimirten Follikel zurückgeblieben betrachtet werden könnte. Mit Rücksicht auf die gleich zu beschreibenden späteren Stadien ist es aber wohl eher anzunehmen, dass es sich bereits

um eine Neuausscheidung handelt. In der Theca, ganz vereinzelt auch in den tiefern Schichten des Epithels, findet man Wanderzellen.

Die Grenze zwischen Epithel und Theca, die bisher durch die unterste, regelmässig angeordnete, cylindrische Zelllage des Epithels sehr deutlich war, verwischt sich jetzt mehr und mehr, indem die regelmässige Anordnung der untern Epithelschicht aufhört.

Das in Fig. 5 abgebildete junge Corpus luteum ist ungefähr gleichaltrig mit dem auf Fig. 4 abgebildeten. Hier hat entschieden schon eine ziemlich starke Flüssigkeitsausscheidung von Seiten des ehemaligen Follikelepithels in das Innere des jungen gelben Körpers stattgefunden, so dass derselbe das Aussehen einer dickwandigen Blase erhält.

Der Vorgang der Liquorbildung nach dem Follikelsprung findet sich bei allen Gebilden, bei denen nicht eine erhebliehere Blutung stattgefunden hat. Im letzteren Falle nimmt dann das ergossene Blut den Innenraum des jungen gelben Körpers ein. Die Flüssigkeitsansammlung kann eine recht erhebliche sein und steht unter Umständen durchaus nicht hinter der des ungeplatzten Follikels zurück.

Waldeyer (44), der ebenfalls bei der Bildung des Corpus luteum das Epithel wenigstens anfangs bestehen lässt, nahm Anstoss daran, dass eine solche Flüssigkeitsausscheidung nicht stattfände. Er hat die Stadien, die hierfür in Betracht kommen, anscheinend nicht zu Gesicht bekommen.

Sonst zeigt das junge Corpus luteum der Fig. 5, an dem übrigens die Rissstelle noch deutlich ist, keine wesentlich neuen Erscheinungen. Das Epithel zeigt jetzt niemals mehr Mitosen, wohl aber die grossen Thecazellen, obwohl auch letztere nicht gerade übermässig reichlich sind. Leucocyten finden sich jetzt auch schon im Epithel ziemlich zahlreich.

Nur wenig älter ist das in Fig. 6 abgebildete Corpus luteum. Die Formverschiedenheit gegenüber der Fig. 5 ist natürlich nur eine Zufälligkeit, die von den Raumverhältnissen des umliegenden Ovarialgewebes abhängt.

Es sind hauptsächlich 2 Momente, welche bei diesem Gebilde als neu in Betracht kommen, erstlich das Resultat des bereits in den früheren Stadien eingeleiteten Wucherungsvorgangs

der innern Thecaschicht und zweitens eine ganz allmählich sich bemerkbar machende hypertrophische Vergrösserung der ehemaligen Follikelepithelien, die jetzt eben anfängt, erkennbar zu werden.

Beide Momente sind von hervorragender Wichtigkeit, denn sie geben den Schlüssel zum Verständniss der Entstehung des Corpus luteum.

Die Vergrösserung der Epithelien, die im folgenden noch viel deutlicher wird, geht ohne jede mitotische oder amitotische Vermehrung der Zahl der Elemente vor sich. Es handelt sich um eine reine Hypertrophie, die zunächst Kern und Zellleib gleichmässig betrifft, später dagegen wesentlich auf letzteren sich concentrirt. Zwischen den Epithelien finden sich jetzt constant und ziemlich reichlich Wanderzellen. Letztere lagen anfangs nur in der zahlreichen inneren Thecaschicht und es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie aus den Blutgefässen dieser Schicht ausgewandert sind. Später rücken sie nun von hier aus ins Epithel, wo man sie zunächst nur vereinzelt und in den tieferen Schichten, bald aber allenthalben und in ziemlich reichlicher Anzahl findet.

Durch die unregelmässige Gestalt der lappigen, oft ringförmigen Kerne, durch die starke Färbbarkeit derselben machen sich diese Gebilde als Wanderzellen unzweifelhaft erkennbar.

Der Wucherungsvorgang der Zellen der inneren Thecaschicht liefert, wie man deutlich auf Fig. 6 erkennt, feine, zunächst noch sehr kurze radiäre Bindegewebszüge, welche das Epithel durchsetzen. Fig. 6a stellt einen solchen Bindegewebszug bei stärkerer Vergrösserung dar und illustrirt seine Abstammung von den Zellen der Theca und sein Einwachsen ins Epithel wohl besser, als es Worte thun.

Damit ist der Weg bezeichnet, auf dem die das fertige Corpus luteum constituirenden Gewebsformen entstehen. Wir werden im folgenden sehen, dass sich auf diese Weise das ausgebildete Corpus luteum der Maus mit Leichtigkeit erklären lässt.

Ich möchte in diesen Abschnitt noch das auf Fig. 7 abgebildete Corpus luteum hineinziehen, weil es sich hier unmittelbar anschliesst und auch besser zum folgenden überleitet. Wir sehen hier eine noch stärkere Flüssigkeitsausscheidung, stärker vergrösserte Epithelzellen und zahlreichere, zugleich auch stärkere Bindegewebszüge als im vorigen Präparat.

Die letzteren erreichen jetzt fast schon den Hohlraum des Corpus luteum. Die ehemalige Theca interna findet sich nur noch an zwei Stellen in ihrer alten Gestalt. Das übrige Gewebe derselben hat sich in das radiäre Bindegewebe umgewandelt.

Die Kerne der Epithelzellen, die bisher stark länglich waren, nehmen allmählich eine länglichrunde bis genau runde Form an, eine gleiche Formveränderung zeigen (aber allmählicher) die Zellen.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass die grossen protoplasmatischen gewöhnlich mit Fettkörnchen erfüllten Zellen der innern Thecaschicht eine Ansammlung von zur Theilung vorbereiteten Zellen darstellen, welche unmittelbar nach dem Follikelsprung in Thätigkeit treten, um das Bindegewebe des Corpus luteum zu liefern, eine Annahme, die um so einleuchtender ist, wenn man bedenkt, dass das Corpus luteum in ausserordentlich kurzer Zeit entsteht. Die Theca interna stellt somit ein ausgezeichnetes Nähr- und Zellmaterial dar, welches sich schon im reifen Follikel vorfindet, in unreifen noch fehlt resp. noch nicht voll entwickelt ist, im wesentlichen aber erst bei der Bildung des Corpus luteum in Thätigkeit tritt.

Auch die in diesem Capitel beschriebenen Entwicklungsstadien des gelben Körpers sind kaum bisher beobachtet worden. Höchstens hat Bischoff (6 u. 7) die Stadien der Fig. 5—7 gesehen. Einer genaueren mikroskopischen Untersuchung sind dieselben jedenfalls bisher noch nicht unterzogen worden. Bischoff beschreibt die Gebilde makroskopisch richtig als mit einer Höhlung versehen und mit klarer Flüssigkeit erfüllt, so dass eine Verwechslung mit Graaf'schen Follikeln leicht möglich ist.

VII. Die weiteren Vorgänge bis zur Bildung des definitiven gelben Körpers.

Die bisher beschriebenen Corpora lutea stammten von Follikeln, bei denen die Eröffnung unblutig verlaufen war. Ich beginne dieses Capitel mit zwei Gebilden, die eine reine Blutfüllung zeigen, das in Fig. 8 abgebildete eine geringe, das der Fig. 9 die extremste, die ich je beobachtet habe.

Die nicht mit Blut gefüllten Corpora lutea sind namentlich

in den Anfangsstadien makroskopisch kaum oder nur schwer zu erkennen. Etwas später sind sie, wenn eine erheblichere Flüssigkeitsausscheidung stattgefunden hat, als kleine den Graaf'schen ähnliche Bläschen häufig zu unterscheiden, doch selten mit Sicherheit (auch beim Kaninchen, wo die betr. Gebilde entschieden grösser sind, macht das nach Bischoff Schwierigkeiten). Hat dagegen eine Blutung stattgefunden, so sind die Gebilde stets deutlich makroskopisch oder mit der Lupe zu sehen, vorausgesetzt, dass die Blutung nicht sehr gering war.

War die Blutung erheblich und die Wand des Corpus luteum sehr dünn wie in Fig. 9, so erscheinen die Körper als dunkelrothe, bei geringer Blutung (und dicker Wand) als blassroth durchscheinende meist nur ungefähr mohnkorngrosse Flecke oder Hervorwölbungen auf dem Ovarium.

Die Grösse der blutenthaltenden Corpora lutea kann eine sehr variable sein (vergl. Fig. 8 u. 9), während die nur Flüssigkeit resp. Flüssigkeit und wenig Blut enthaltenden Gebilde nur innerhalb ziemlich enger Grenzen schwanken.

Bei den in Fig. 8 abgebildeten Corpus luteum fehlen die grossen protoplamareichen Zellen der ursprünglichen inneren Thecaschicht jetzt völlig im Gegensatz zu dem zuletzt beschriebenen, wo sie in Resten noch vorhanden waren. Das ehemalige Follikelepithel, dessen Elemente jetzt bereits ziemlich stark vergrössert sind, grenzt nun unmittelbar an die fibröse ehemalige äussere Thecaschicht, nach innen an den Bluterguss, der die benachbarten Zelllagen des Epithels ziemlich stark abgeplattet und comprimirt hat. Die radiären Bindegewebszüge sind etwas stärker geworden, enthalten ziemlich spärliche Mitosen, zeigen sonst aber noch keine weiteren Veränderungen. Im Epithel finden sich ziemlich viel Leucocyten.

Das Corpus luteum der Fig. 9 ist etwas älter (ca. 24 Std. alt) als das der Fig. 8 (ca. 16—20 Std. alt), in der Entwicklung aber eher etwas zurück. Die enorm starke Ausdehnung des Gebildes durch die Blutmasse hat anscheinend seine freie Entwicklung gehemmt. Der Fall ist in Bezug auf die Blutmenge ein sehr extremer. Doch kommen mittlere Grade, erheblich mehr als in Fig. 8, durchaus nicht selten vor.

Im allgemeinen lassen sich die jetzt eintretenden Veränderungen besser an solchen gelben Körpern verfolgen, bei denen

keine nennenswerthe Blutung stattgefunden hat. Ein solches von ungefähr 30 Stunden Alter stellt Fig. 10 dar. Wir sehen einen recht stark mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, bereits sehr vergrösserte Epithelzellen und sehr deutliche radiäre z. Th. recht starke Bindegewebszüge. Das ganze wird von der äussern Thecaschicht des ehemaligen Follikels umgeben, von der innern Schicht existirt jetzt keine Spur mehr.

Die Flüssigkeitsausscheidung ist hier eine sehr starke und erreicht nahezu die äusserste Grenze, die beobachtet werden konnte. Auch eine starke Flüssigkeitsausscheidung hindert, wenn sie sehr erheblich ist wie hier, scheint es, etwas die Ausbildung des Corpus luteum. Wenigstens ist das in Fig. 11 abgebildete demselben Ovarium und derselben Ovulation angehörige Gebilde etwas in der Entwicklung voraus. Man findet überhaupt im selben Eierstock gleichaltrige Corpora lutea von oft etwas verschiedener Entwicklung, was bei der Schnelligkeit, mit der der Process verläuft, nicht Wunder nehmen kann.

Zwischen den beiden gleichaltrigen gelben Körpern der Fig. 10 u. 11 findet sich nun ein zwar geringer aber nicht unwesentlicher Unterschied, welcher auf die Rolle der Wanderzellen beim Aufbau des gelben Körpers Licht wirft. Wir sehen bei dem Corpus luteum der Fig. 11, bei dem anscheinend wenig Liquor ausgeschieden wurde (daneben etwas Blut), gegen die centrale Höhle hin ein den Erguss umgebendes Netz von Bindegewebszellen, das in Fig. 10 noch fehlt. In letzterer finden sich zugleich zahlreiche Wanderzellen im Epithel, die in ersterer viel spärlicher sind.

Ich glaubte anfangs, dass die Wanderzellen keine besondere Rolle beim Aufbau des Corpus luteum spielten, und habe mich dahin auch in meiner vorläufigen Mittheilung (35) geäussert. Indess glaube ich jetzt nach nochmaligem Studium aller meiner Präparate, dass ihnen doch eine ganz bestimmte Rolle zukommt. Ihr Auftreten ist ein zu verbreitetes und constantes, auch ist ihre Zahl zu reichlich, als dass man glauben könnte, sie seien umsonst vorhanden. Ich glaube, dass das den centralen Flüssigkeits- oder Bluterguss noch ca. 30—40 Stunden der Entwicklung umgebende Netz sternförmiger Bindegewebszellen (resp. der bindegewebige Kern der älteren Corpora lutea)

wenn auch nicht ganz, so doch zum grössten Theil von den Leucocyten abstammt.

Ich schliesse das aus folgenden Gründen: 1) rücken die Wanderzellen aus der Schicht der Theca durch das Epithel allmählich nach dem Centrum des Corpus luteum, 2) dort angelangt, findet man an ihnen (mitotische) Theilungen, 3) die sternförmigen Netze um den centralen Erguss bildenden Bindegewebszellen finden sich schon zu einer Zeit, wo die radiären Bindegewebszüge des Corpus luteum das Centrum zum grossen Theil noch gar nicht erreicht haben (cf. Fig. 11), so dass eine Abstammung ersterer von letzteren wenigstens nur zum Theil wahrscheinlich ist, 4) die Anzahl der Leucocyten innerhalb des Epithels nimmt während der Bildung des aus sternförmigen Zellen bestehenden Bindegewebskerns des Corpus luteum mehr und mehr ab. Nach völliger Ausbildung desselben fehlen sie gänzlich.

So zeigt z. B. auch Fig. 11 nur noch spärliche Leucocyten im Epithel, dagegen bereits ein bindegewebiges Netzwerk um den Erguss, Fig. 10 dagegen noch keine Bindegewebszellen im Innern, aber reichlich Wanderzellen im Epithel.

Die Epithelzellen des Corpus luteum dieses Stadiums, die unmittelbaren Abkömmlinge des ehemaligen Follikelepithels, haben sich bereits nicht unerheblich vergrössert. Ihre Kerne wie die ganzen Zellformen sind im allgemeinen noch länglichrund und mit der Längsaxe radiär gestellt. Zellgrenzen sind bei schwachen Vergrösserungen noch sehr undeutlich [1]). Mitosen finden sich in den Zellen ebensowenig wie in den früheren Stadien. Ich habe alle mir zur Verfügung stehenden Präparate auf diesen Punkt hin genau untersucht, ohne auch nur eine Andeutung einer direkten oder indirekten Kern- oder Zelltheilung im Epithel zu finden. Die einzigen Vermehrungserscheinungen (und zwar mitotische) trifft man in den radiären Bindegewebszügen.

1) Die Vergrösserung der Epithelzellen und zwar insbesondere des Protoplasmas ist am leichtesten schon durch die weniger dichte Lage der Kerne zu sehen und daher auch ohne Messung zu constatiren. Ausserdem erscheint die Epithelschicht der jungen Corpora lutea aus demselben Grunde schon bei schwacher Vergrösserung weniger stark gefärbt als die des geplatzten Follikels, während die radiären Bindegewebszüge sich bei der von mir angewandten Methode recht intensiv färben (vergl. die Figuren).

Letztere sind jetzt im allgemeinen ziemlich stark, besitzen eine breitere Basis gegen die ehemalige Follikeltheca hin und laufen nach oben zu mehr oder weniger spitz aus.

Dieselben Vorgänge, eine allmähliche aber erhebliche Vergrösserung des ehemaligen Follikelepithels und eine weitere Ausbildung des bindegewebigen Antheils des Corpus luteum sind die Hauptvorgänge, welche den gelben Körper der Maus durch das jetzt zu beschreibende Entwicklungsstadium zu dem seiner Vollendung führen.

Fig. 12 stellt ein Corpus luteum der Maus von ca. 50 Stunden dar. Die Epithelien zeigen jetzt schon bei schwacher Vergrösserung ziemlich deutliche Zellgrenzen. Vermehrungserscheinungen fehlen in ihnen auch jetzt gänzlich. Die Zellen sind sehr protoplasmareich und haben meist runde Kerne. Das ganze Gebilde ist besonders durch dieses Wachsthum des Epithels jetzt erheblich vergrössert und bereits bedeutend grösser als der sprungreife Follikel.

Die Mitte des Corpus luteum zeigt noch eine kleine centrale Höhlung umgeben von einem Netzwerk von Bindegewebszellen, das sich, wie ich glaube, zum grössten Theil aus Wanderzellen formirt hat und erheblich stärker ist als im vorigen Stadium. Leucocyten finden sich jetzt nur noch vereinzelt im Epithel, mitunter sogar bereits gar nicht mehr. Der grösste Theil des ehemaligen centralen Flüssigkeits- (oder Blut)ergusses ist jetzt also schon resorbirt.

Die radiären Bindegewebszüge zeigen z. Th. noch den Charakter des vorigen Stadiums. Ihre Zellen befinden sich in ziemlich regem mitotischen Theilungsvorgang, der jetzt entschieden erheblich grösser ist als im voraufgehenden Stadium. Fig. 12 a zeigt solche Mitosen bei stärkerer Vergrösserung. Dass sie dem Bindegewebe, nicht etwa dem Epithel angehören, ist wohl keinen Augenblik zweifelhaft [1]).

Der Erfolg der regeren Bindegewebsvermehrung ist deutlich in Gestalt einer feineren Vertheilung der ursprünglich gröberen radiären Bindegewebszüge zu erkennen.

---

1) An Sublimat- etc. Präparaten ist das viel schwerer zu unterscheiden als an solchen aus Flemming'scher Lösung und Eisenhämatoxylinfärbung.

Aus diesem Stadium leitet sich in kurzer Zeit im Verlauf weniger Stunden schon ein Entwicklungszustand ab, der sich von dem definitiven nur wenig unterscheidet.

Fig. 13 zeigt ein Corpus luteum von ca. 55—60 Stunden. Das Centrum des Gebildes nimmt das bindegewebige Netzwerk ein. Eine centrale Höhle fehlt jetzt gänzlich. Dagegen findet sich als Rest einer ehemaligen Blutung ausgelaugter Blutfarbstoff mit (noch) erhaltenen Leucocyten innerhalb resp. neben dem Bindegewebskern.

Die Epithelzellen, die auch jetzt keine Mitosen zeigen, sind gegen das vorige Stadium noch mehr gewachsen und zwar wesentlich der Zellleib, während die meist genau runden Kerne nicht mehr vergrössert erscheinen. Das Protoplasma ist ziemlich grobkörnig und mit vielen Farbstoffen, namentlich sauren Anilinfarben, stark färbbar. Die Kerne zeigen meist mehrere Nucleolen, sonst ziemlich gleichmässig vertheiltes Chromatin.

Das Bindegewebe des Corpus luteum findet sich jetzt fast gar nicht mehr in Form gröberer radiärer Züge vor, sondern fein vertheilt in Gestalt zum Theil noch radiärer, zum Theil aber auch schräg oder fast quer verlaufender feiner Bündel. Mitosen sind im Bindegewebe jetzt nur noch vereinzelt aufzufinden. Zugleich treten deutliche weite Gefässspalten von im wesentlich radiärem Verlauf innerhalb des ganzen gelben Körpers auf.

Eine noch feinere Vertheilung des bindegewebigen Antheils des Corpus luteum findet man in Fig. 14, einem Corpus luteum von 70—72 Stunden. Die Bindegewebszüge, meist aus einzelnen höchstens wenigen Zellen gebildet, laufen jetzt in allen möglichen Richtungen durch das Epithel und umgeben grössere oder kleinere Gruppen von Zellen desselben, so dass dieselben gleichsam in einem Netz von Bindegewebszellen liegen, zumal letztere in ausgedehnter Weise mit ihren Fortsätzen anastomosiren.

Radiär verlaufen im wesentlichen nur noch die Gefässe.

Im Centrum liegt der bindegewebige Kern aus sternförmigen Elementen bestehend, der sich in variabler Grösse erhält. Umgeben wird das Ganze von der ehemaligen fibrösen äusseren Thecaschicht.

Was das Epithel betrifft, so ist eine noch stärkere Vergrösserung des Zellprotoplasmas zu constatiren, während ein weiteres Wachsthum der Kerne nicht stattfindet. Sehr deutlich sind jetzt auch schon bei Anwendung schwacher Vergrösserungen die Zellgrenzen.

In Bezug auf Bau und Structur hat damit, also am Schluss des dritten Tages, das Corpus luteum der Maus seinen fertigen Zustand erreicht. Es ist dann fast auf das doppelte des Volumens des reifen Follikels angewachsen und zwar zum grössten Theil auf Kosten eines excessiven Wachsthums der ehemaligen Follikelepithelien, die bis auf und über das 10fache ihrer ursprünglichen Grösse anwachsen. Es ist die Bildung des gelben Körpers also in Bezug auf das Epithel ein rein hypertrophischer, kein hyperplastischer Vorgang. Das Bindegewebe des fertigen Corpus luteum dagegen ist im wesentlichen aus einem hyperplastischen Process herzuleiten. Es bleibt an Zahl seiner Elumente, besonders aber an Masse, hinter dem Epithel erheblich zurück.

In der Folgezeit treten nur noch geringe Veränderungen am Corpus luteum ein. Es findet gewöhnlich noch ein etwas stärkeres Wachsthum der Epithelzellen statt und es lagern sich im Protoplasma derselben in wechselndem Grade feine Fettkörnchen ab. Eine solche Fettansammlung zeigt das in Fig. 15 abgebildete Corpus luteum aus der Mitte der Schwangerschaft. Der centrale Bindegewebekern persistirt meist, kann aber auch ganz fehlen. Ein Altersunterschied ist das nicht. Die Gefässe des Corpus luteum älterer Stadien sind noch etwas weiter als anfangs, eine Vermehrung findet aber nicht statt. Ebensowenig erfolgt eine Vermehrung des Bindegewebes, in dem die Mitosen völlig aufhören.

Die Epithelzellen sind gross polygonal, messen 20 μ und mehr im Durchmesser. Das Fett ist häufig excentrisch in der Zelle angeordnet, kann aber auch mitunter fast die ganze Zelle ausfüllen (vergl. Fig. 15 a). Die peripherischen Zellen, die also an die ehemalige Theca folliculi grenzen, sind meist frei von Fett, während die nach dem Centrum zu gelegenen gewöhnlich die stärkste Anhäufung zeigen. Im Allgemeinen enthält das Corpus luteum um so mehr Fett, je älter es ist. Der Prozess beginnt meist schon am Anfang des vierten Tages, verläuft aber verschieden schnell und mit wechselnder Intensität. Die Kerne der Epithelzellen verändern sich im Laufe der Entwicklung nicht; ihre Form ist meist genau rund.

Das Bindegewebe des fertigen Corpus luteum findet sich in Form miteinander anastomosirender Zellen, die meist spindelförmig, je nach der Umgebung aber auch winklig gekniekt oder gebogen erscheinen (vergl. Fig. 15 a). Sie umgeben Gruppen von

4—5 Epithelzellen durch Anastomosen ihrer Ausläufer. Ihre Kerne sind den Kernen der Capillarwandungen genau gleich, doch ist leicht zu sehen, dass entfernt nicht alle Kerne etwa Capillaren angehören.

Das Bindegewebe des centralen Kernes besteht wie von Anfang an aus sternförmigen Elementen.

Das zuletzt geschilderte Stadium des fertigen Corpus luteum ist von allen Voruntersuchern gesehen worden, und von ihm sind dieselben fast ausnahmslos ausgegangen, um die Herkunft der Elemente zu erkennen. Es lag doch eigentlich bei der Betrachtung das fertigen Gebildes (das bei allen anderen überhaupt untersuchten Säugern genau so gebaut ist) nahe, die grossen „Luteinzellen" für epithelial, die stern- und spindelförmig sie umgebenden Zellen für bindegewebigen Ursprungs zu halten. Aber die Farbe der Zellen, die mitunter eine gelbe ist, und häufig mit der der innern Thecaschicht übereinstimmt, auch die Aehnlichkeit beider Zellformen, die bei der Maus absolut nicht existirt, bei manchen andern Säugern aber vorhanden sein soll, ferner die Aehnlichkeit mit den grossen bindegewebigen Stromazellen des Ovariums (eine solche ist bei der Maus ebenfalls nicht vorhanden) verleitete die Mehrzahl der Untersucher zur Annahme einer bindegewebigen Herkunft der Luteinzellen.

Es sind eine ganze Reihe von Untersuchern und zwar sowohl von denen, die die epitheliale, als von denen die die bindegewebige Abstammung des Corpus luteum vertheidigen, die die beiden Gewebsarten streng trennen. So hält Pflüger (30) „bindegewebige" und „epitheliale" Antheile des Corpus luteum wohl auseinander, lässt aber beide aus dem Epithel der Granulosa hervorgehen. Auch His (19) kennt beide Zellformen und beschreibt sie eingehend, rechnet die eigentlich bindegewebigen Antheile aber wesentlich zu den Gefässwandungen.

Die Autoren, welche die vermittelnde Stellung einnehmen, wie Schrön (32) und Waldeyer (42), machen anscheinend keinen wesentlichen Unterschied zwischen beiden Zellformen. Nur Luschka (23) unterscheidet sie sehr genau.

Der centrale bindegewebige Kern des Corpus luteum kann sich bei der Maus in voller Ausdehnung erhalten, er kann aber auch stark zusammenschrumpfen oder auch fast ganz schwinden. Letzteres ist jedoch recht selten. Es sind das individuelle Ver-

schiedenheiten, nicht Altersunterschiede, wie die meisten Autoren, die diesen Punkt überhaupt beachtet haben, annehmen. Der Kern kann nach viermal 24 Stunden schon fehlen, andrerseits nach Monaten noch erhalten sein. Uebrigens ist seine Consistenz anscheinend eine gallertige.

Schon v. Baer (1) giebt an, dass das Gebilde bald vorhanden ist, bald fehlt. Dagegen halten insbesondere Spiegelberg (37), Wagner (40), Paladino (28) das Vorhandensein oder Fehlen der „centralen Höhle" für einen Alterszustand. Spiegelberg hat die Zellen im Innern für Reste der Granulosa gehalten, die nach ihm zu Grunde geht, andere haben die Zellen überhaupt nicht erkannt und sprechen von einer gallertigen Flüssigkeit. Dagegen haben Pflüger, His, Schulin (33), Waldeyer (42) die Zellen gesehen. Pflüger hält sie (wie das ganze Gebilde) für veränderte Epithelien, His (wie das ganze Gebilde) für bindegewebig.

Während bei weitem die meisten Voruntersucher nur völlig fertige Gebilde vor sich gehabt haben, haben doch einige wenigstens etwas jüngere Stadien, solche von 50—60 Stunden vor sich gehabt; so scheint Benckiser's (3) Abbildung eines angeblich frisch geplatzten Follikels hierhin zu gehören. Vielleicht war auch das eine von Call und Exner (10) beobachtete Corpus luteum eines Kaninchens (nach der allerdings schlechten Abbildung beurtheilt) hierhin gehörig (nach Angabe der Autoren muss es jedoch viel älter sein). Noch jüngere Stadien, solche von 24—50 Stunden, hat wohl nur Bischoff (6—8) (vielleicht auch Pflüger) gesehen (Kaninchen, Meerschweinchen, Hund, Reh?), aber im wesentlichen nur makroskopisch untersucht.

Was die Farbe des Corpus luteum der Maus betrifft, so ist dieselbe in keinem Zustand der Entwicklung völlig gelb. Anfangs ist sie eine unbestimmt durchscheinende wie die Graaf'scher Follikel, oder wenn eine Blutung stattgefunden hat, eine mehr oder weniger rothe. Später wird sie grauröthlich (von 55—60 Stunden an), erhält bei starker Fettablagerung aber stets einen Stich ins gelbliche. Auch bei vielen andern Thieren ist, wie ich das theils aus eigener Erfahrung weiss, theils aus der Literatur ersehe, die Farbe des fertigen Corpus luteum keine gelbe (z. B. Schwein). Die meisten Autoren bezeichnen die Gebilde als fleischfarben. Manche Thiere haben übrigens thatsächlich intensiv gelbe Corpora lutea (z. B. Kuh).

Die verschiedene Farbe beruht wohl auf der Ablagerung verschieden grosser Fettmengen und auf der Anwesenheit von Pigment. Bei der Maus habe ich in meinen Präparaten nur Fettkörnchen gefunden. An Präparaten, die mit Sublimat oder Pikrinsublimat behandelt worden waren, enthielt das mit sauren Anilinfarbstoffen z. B. Eosin lebhaft sich färbende Proloplasma keinerlei Einschlüsse. In Präparaten, die mit Osmiumgemischen vorbereitet sind, schwärzen sich, wie oben beschrieben, zahlreiche feine Körnchen. Von Pigment habe ich an conservirten und eingebetteten „gelben" Körpern der Maus keine Spur mehr gefunden, während die frischen Gebilde (wie die anderer Säuger) ziegelrothes Luteinpigment enthalten sollen (nach Minot-Kaestner (26). Das Lutein löst sich in Alkohol, Chloroform etc. völlig auf und ist an den Schnitten daher nicht mehr zu sehen [1]).

Blutergüsse scheinen im Corpus luteum der Maus sehr schnell und sehr vollständig resorbirt zu werden. Nicht einmal Hämatoidinkrystalle bleiben zurück, wenigstens habe ich unter meinen gewiss zahlreichen Präparaten nie welche gesehen.

Was die Lage der Corpora lutea im Ovarium betrifft, so findet man dieselben meist an der Oberfläche, wo sie im ausgebildeten Zustande Hervorragungen bilden. Mitunter kommt es jedoch vor, dass sich ein gelber Körper nach dem Innern des Ovariums zu entwickelt und die Oberfläche gar nicht oder nur mit einem kleinen Theil seines Umfanges erreicht.

Die Gestalt der Corpora lutea kann eine kugelförmige sein oder annähernd kugelförmige, eine Form, die der gelbe Körper wohl bei genügendem Raum im Ovarium annimmt und die vielleicht als die ursprüngliche anzusehen ist. Häufig aber werden schon die noch in Entwicklung begriffenen Corpora lutea durch das benachbarte Ovarialgewebe (namentlich durch schon vorhandene Corpora lutea) in ihrer freien Entwicklung nach allen Seiten hin gehemmt und dadurch in mehr längliche Formen gebracht. Häufig findet man Corpora lutea, die unmittelbar neben einander liegen und stark gegen einander abgeplattet sind.

Was die Grösse des Corpus luteum betrifft, so ist dieselbe

1) Bei frischer Untersuchung vieler älterer Corpora lutea in Kochsalzlösung habe ich stets nur neben vielem Fett spärliches hellgelbes, nie ziegelrothes Pigment gefunden.

bei der Maus nicht unerheblich gegenüber dem sprungreifen Follikel. Während letzterer bei ungefährer Kugelgestalt nur im Durchmesser 0,5—0,6 mm misst, wird das Corpus luteum bei gleicher Gestalt 0,8—0,859 mm gross. Nach Schulin (33) sind die Corpora lutea grösser als der Follikel bei kleinen Thieren, Maus, Ratte, Meerschwein, Maulwurf, Katze, Hund, kleiner bei Mensch, Schaf, Kuh, Schwein. Das Corpus luteum der Stute erreicht nach Bonnet (9) Walnussgrösse.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass die Anwesenheit namentlich vieler ausgebildeter Corpora lutea einen hervorragenden Einfluss auf die Gestaltung des ganzen Ovariums besitzt, namentlich aber auf die Grösse des Organs. Ein Eierstock einer alten Maus, die oft getragen hat, ist mehr als zehnmal so gross wie der eines geschlechtsreifen jungen Thieres.

Der Name „Corpus luteum" passt natürlich weder für die Maus noch für viele andere Thiere. Er hat sich aber so eingebürgert, dass es wohl unnütz ist, ihn durch einen anderen ersetzen zu wollen, zumal es schwer halten dürfte, einen passenden zu finden.

VIII. Die Gefässe des Corpus luteum.

Es ist bekannt, dass das Corpus luteum im ausgebildeten Zustand zahlreiche Gefässe besitzt. Insbesondere zeigen die Stadien, welche man in den Ovarien trächtiger Nager, Raubthiere und Wiederkäuer häufig zu beobachten Gelegenheit hat, schon makroskopisch ein reichliches Gefässnetz. Dementsprechend finden sich auch ziemlich reichliche Angaben über Gefässe des Corpus luteum in der Literatur.

Am meisten Erwähnung findet eine im Centrum des Gebildes gelegene Vene innerhalb des oben beschriebenen bindegewebigen Kerns.

Die genauesten Angaben über Gefässe des Corpus luteum finde ich bei Schrön (52) (untersucht nach Injectionspräparaten trächtiger Katzen, Kaninchen und Ratten von Thiersch). Schrön hält die centrale Vene für constant, doch soll dieselbe nicht von Anfang an vorhanden sein, sondern sich erst allmählich bilden, wenn die papillenartigen Vorsprünge der Wand, die Schrön bei der Bildung des Corpus luteum annimmt, sich im Centrum berührt haben. Sie soll in eine grössere Vene des

Ovarialstromas münden, indem sie „ein weites Gefäss, das schnurgerade das Gewebe des Corpus luteum durchschneidet, über die Grenzen ihres Stromgebietes“ schickt.

Auch His, Luschka u. A. machen Angaben über Gefässe.

Man kann an gelben Körpern im Stadium der Fig. 13—15 schon an nicht injicirten Präparaten mit Leichtigkeit die auffallend weiten Gefässlücken wahrnehmen. Auch findet man sehr häufig Blutkörperchen in ihnen, zumal wenn die Thiere sich beim Tödten nicht verblutet hatten. Genauere Aufschlüsse aber ergeben erst Injectionen.

Feine Streifen der Injectionsmasse findet man innerhalb der radiären Bindegewebszüge schon im Stadium der Fig. 11, doch möchte ich glauben, dass es sich hier um Artefakte oder künstlich eröffnete, eigentlich noch blutfreie Gefässanlagen handelt. Sicher aber findet man Anfänge von Capillaren im Stadium der Fig. 12. 10—20 Stunden später sind reichlich ausgebildete Gefässe vorhanden. Die ersten Gefässanlagen liegen innerhalb der radiären Bindegewebszüge, die ausgebildeten Gefässe dann nach Auflösung der letzteren an ihrer Stelle. Ein centrales Gefäss ist bei der Maus nicht ganz selten, aber eher die Ausnahme als die Regel. Auch finden sich zwei oder mehr Gefässe im Centralkern (siehe Fig. 15). Ist letzterer übrigens bis auf einen unscheinbaren Rest verschwunden, wie das ja mitunter vorkommt, so fehlen Gefässe dort selbstverständlich.

Was die Gefässe des noch wachsenden, wie des ausgebildeten Corpus luteum der Maus charakterisirt, ist der Umstand, dass sie sämmtlich nicht über den Bau von Capillaren hinauskommen. Stets trennt eine einfache Endothelschicht das Gefässlumen von den Epithelzellen auch in den ältesten Gebilden. Dabei haben die Gefässe bereits sehr kurze Zeit nach ihrem Auftreten und besonders auch im fertigen Corpus luteum den Charakter lacunärer Gefässräume von oft nicht unerheblicher Weite, die nach der Injection als breite blaue Stränge erscheinen.

Die Gefässe entstehen wohl vollständig in den radiären Bindegewebszügen und treten dann durch Gefässsprossen in Verbindung mit den Gefässen der ehemaligen innern Thecaschicht und somit mit dem Kreislauf.

Sehr häufig sieht man unmittelbare Uebergänge der weiten Capillaren des Corpus luteum in eine der grossen Venen, die im

Hilus des Ovariums liegen, und an die die gelben Körper oft grenzen. Die so aus dem Corpus luteum austretenden Gefässe verlaufen, wie fast alle, im allgemeinen radiär durch das Gebilde, häufig dabei auch eine grössere Strecke weit relativ gerade. Wahrscheinlich sind das die oben erwähnten Gefässe, die Schrön in der Einzahl für typisch hält, was sie aber bei der Maus nicht sind, zumal sie auch in der Mehrzahl in einem Corpus luteum vorkommen und mit den (ja auch nicht constanten) centralen Gefässen nur höchst selten in direkter Verbindung stehen.

Arterien, selbst kleinsten Kalibers habe ich nie im Corpus luteum sehen können, auch nicht in der ehemaligen Follikeltheca. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, dass bei Thieren, bei denen das Corpus luteum erheblich grösser wird als bei der Maus, auch eine weitere Ausbildung des Gefässsystems erfolgt und Venen, vielleicht auch Arterien auftreten. So giebt Luschka (23) mit Bestimmtheit an, dass kleine Arterien im gelben Körper des Menschen sich finden. Auch Schrön spricht von Arterien und Venen.

Uebrigens spricht die natürliche Injection der corpora lutea nach dem Tode des Thieres mehr dafür, dass nur weite Capillaren oder Venen vorhanden sind oder wenigstens ganz erheblich überwiegen.

Die im wesentlichen radiär verlaufenden weiten Capillaren des Corpus luteum der Maus werden durch quere und schräge Anastomosen verbunden, so dass ein ziemlich vollständiges und engmaschiges Gefässnetz entsteht. Die Angabe mancher Autoren, dass alle Luteinzellen von capillären Räumen umgeben sein sollten, ist entschieden übertrieben.

IX. Was sind Corpora lutea vera und spuria?

Bekanntlich unterscheidet die Literatur zwischen Corpora lutea vera und spuria. Die meisten Autoren und mit ihnen wohl alle Hand- und Lehrbücher der Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte verstehen unter Corpora lutea vera diejenigen Gebilde, die nach erfolgter Befruchtung entstehen und grösser werden als diejenigen, die sich aus geplatzten Follikeln nach nicht erfolgter Befruchtung bilden sollen. Letztere sollen nach demselben Modus entstehen, aber nicht dieselbe Grösse erreichen wie die Corpora lutea vera und werden daher als Corpora lutea

spuria bezeichnet. Einige Autoren jedoch, wie namentlich Beigel (4) und Paladino (28) bezeichnen die nicht geplatzten, der Atrophie verfallenden Follikel als Corpora lutea spuria, eine Bezeichnung, die jeglicher Begründung entbehrt, denn es atrophiren z. B. ja auch Follikel, ehe sie überhaupt die Reife erlangt haben.

Ich theile hier nur meine eigenen Erfahrungen über die Maus mit und kann dieselben mit wenigen Worten zusammenfassen: Der geplatzte Follikel macht genau dieselben Veränderungen durch, gleichgültig ob das Ei, das er enthielt, befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. Dabei ist natürlich auch kein Unterschied, ob etwa von 5 aus demselben Ovarium stammenden Eiern 4 befruchtet werden und eins nicht oder ob alle Eier desselben oder beider Ovarien oder keins befruchtet wird.

Zunächst treten die Veränderungen an den geplatzten Follikeln so schnell auf, dass mitunter schon, bevor die Befruchtung (nach erfolgreicher Begattung) erfolgt, die Bildung des Corpus luteum eingeleitet ist. Findet nun die Befruchtung aus irgend einem Grunde nicht statt, so sind am geplatzten Follikel resp. jüngeren Corpus luteum dieselben Processe schon vorbereitet, die im Falle der Befruchtung gewöhnlich beobachtet werden.

Es ist an und für sich schon nicht anzunehmen, dass wenn die Befruchtung unterbleibt, auch ein Stillstand der begonnenen Processe erfolgen sollte. Mann kann aber direkt nachweisen, dass das absolut nicht der Fall ist.

Häufig bleiben nämlich neben befruchteten Eiern einige unbefruchtet. Ferner stossen sich Eiern aus dem Ovarium zur Brunstzeit auch ohne Begattung los. Diese unbefruchteten Eier kann man nun leicht fast 4 Tage lang verfolgen, denn solange ungefähr bleiben sie im Eileiter, erst um die Mitte des 4. Tages treten sie in den Uterus.

Untersucht man nun die zu solchen Eiern gehörigen geplatzten Follikel, so findet man, dass dieselben genau dieselben Veränderungen durchmachen wie Follikel, deren Eier befruchtet sind, und auch genau in derselben Zeit.

Nun ist aber nach 3 mal 24 Stunden die Entwicklung des Corpus luteum so gut wie beendet. Es kann also, wenn wirklich die nicht erfolgte Befruchtung nach 4 Tagen noch den Einfluss haben sollte, den Vorgang in seiner Weiterentwicklung aufzuhalten, eine Unter-

scheidung von einem „Corpus luteum verum“ nicht gemacht werden.

Uebrigens habe ich auch ziemlich sichere Anhaltspunkte dafür, dass die „Corpora lutea spuria“ noch dieselben Veränderungen (also insbesondere stärkere Fett- und Pigmentablagerung) durchmachen wie die Vera. Ein grosser Theil meines Befruchtungs- und Furchungsmaterials von der Maus (gut $^1/_3$ des Ganzen) wurde nämlich so gewonnen, dass junge weibliche Thiere mit Böcken zusammengesetzt wurden, dann, wenn sie das erste Mal trächtig wurden — es geschieht das, wenn genügende Böcke vorhanden sind, stets bei der ersten Brunst —, isolirt wurden, warfen, ihre Junge säugten und nach 3 Wochen wieder zum Bock zur Begattung gesetzt wurden, da sie um diese Zeit wieder brünstig werden [vgl. darüber meine früh. Veröff. (36)]. Nun ovuliren bekanntlich die meisten Säugethiere unmittelbar nach der Geburt. Die so behandelten Thiere mussten also 3 verschiedene Arten von Corpora lutea zeigen, wenn sie nach erfolgter Begattung 3 Wochen und ein oder einige Tage nach der Geburt getödtet werden; erstlich solche von einem oder wenigen Tagen Alter, zweitens solche von 3 Wochen, drittens solche von 6 Wochen Alter (denn die Maus trägt ungefähr 3 Wochen). Das war thatsächlich fast regelmässig der Fall[1]); jedoch war die gleichzeitige Anwesenheit 3 und 6 Wochen alter Corpora lutea meist nur dadurch zu constatiren, dass ungefähr die doppelte Anzahl gelber Körper vorhanden war, als Junge geworfen worden waren, weil Corpora lutea von 3 und 6 Wochen Alter oft nicht von einander zu unterscheiden sind. Mitunter liessen sich auch die 6 Wochen alten Gebilde durch die stärkere Fettablagerung unterscheiden. Es hatten also auch die bald nach der Geburt geplatzten Follikel, deren Eier unbefruchtet zu Grunde gegangen waren, Corpora lutea derselben Grösse und Ausbildung geliefert wie die Follikel, deren Eier eine reguläre Schwangerschaft durchgemacht hatten.

Noch einen anderen hierhin gehörigen Punkt möchte ich erwähnen. Ich habe mitunter ganz junge Thiere, die das erste Mal begattet wurden (bei der ersten Brunst), getödtet, Thiere, die

1) Nicht immer, weil die Oculation namentlich in der kalten Jahreszeit mitunter ausbleibt.

vorher noch nie ovulirt hatten. Dieselben zeigten natürlich immer dem Alter der Eier entsprechende Corpora lutea. Nun fanden sich öfter z. B. 4 Eier in einer Tube (resp. Embryonen im Uterushorn, dagegen 5 oder gar 6 Corpora lutea genau gleicher Entwicklung im zugehörigen Eierstock. Es waren anscheinend also aus unbefruchtet gebliebenen Eiern ebenfalls normale Corpora lutea hervorgegangen. In einem Falle waren die ganzen Eier eines Ovariums nicht befruchtet worden, obwohl eine Ovulation beider Ovarien stattgefunden hatte. Das Thier hatte nur 3 Embryonen in einem Uterushorn, im zugehörigen Eierstock 3 Corpora lutea, im andern 2, alle von völlig gleicher Entwicklung.

Die hauptsächlichsten Angaben über Vorkommen von Corpora lutea spuria stammen vom Menschen. Doch sind sicher viele der beschriebenen falschen gelben Körper pathologische Gebilde gewesen. Ich habe überhaupt nicht aus dem Studium der Literatur den Eindruck gewinnen können, als ob die Thatsache der Existenz eines Corpus luteum spurium auch beim Menschen über allen Zweifel erhaben wäre, obwohl ich es für sehr gut möglich halte, dass der Prozess nach dem Platzen des Follikels in gewöhnlicher Weise einsetzt, aber erheblich langsamer verläuft, als bei der Maus und deswegen, wenn er etwa nach einigen Tagen keine Fortschritte mehr macht, ein unvollkommen ausgebildetes Corpus luteum liefert.

Bischoff (6—7) nahm an, dass beim Kaninchen, Meerschweinchen, Hund nur die Follikel, deren Eier befruchtet wurden, sich zu gelben Körpern umbildeten. Er fand aber selbst oft mehr Corpora lutea im Ovarium als Eier in der Tube oder Embryonen im Uterus. Anscheinend werden also auch hier wie bei der Maus alle geplatzten Follikel in echte Corpora lutea umgebildet, gleichgültig, ob Befruchtung stattgefunden hat oder nicht [1]).

Die Zahl der Corpora lutea im Ovarium und der Eier im Uterus stimmt gewöhnlich überein, ist aber auch bei der Maus, wie oben schon erwähnt, oft grösser zu Gunsten des Ovariums.

1) Man kann auch deswegen mehr Corpora lutea im Ovarium finden als Embryonen im Uterus, weil bekanntlich auch befruchtete Eier (und Embryonen) bei Nagern (namentlich Maus und Ratte) zu Grunde gehen können. Geschieht das auf früher Entwicklungsstufe, so ist später von ihnen nichts mehr zu entdecken, während ihr Corpus luteum natürlich persistirt.

Das umgekehrte Verhalten, das Bischoff auch beobachtet haben will, kommt bei der Maus nicht vor, wäre mir auch völlig unerklärlich [1]).

Ich erwähne noch einige interessante Befunde, welche zeigen, dass jeder geplatzte Follikel sich zum Corpus luteum umbildet, auch wenn er sich seines Inhaltes nicht völlig entleert hat. Es kommt nämlich vor, dass Follikel platzen, das Ei aber im Follikel zurückbleibt (wenn z. B. die Lockerung der den Discus proligerus mit der Follikelwand verbindenden Zellen keine genügend vollständige war). Dann bildet sich ebenfalls, wie ich in 3 (verschieden alten) Fällen zu sehen Gelegenheit gehabt habe, in gewöhnlicher Weise das Corpus luteum, welches noch das Ei enthält. Letzteres liegt dann innerhalb der ausgeschiedenen serösen Flüssigkeit (einmal lag es auch in einem kleinen Blutcoagulum) und wird bei der weiteren Entwicklung wohl resorbirt.

X. Die weiteren Schicksale des Corpus luteum.

Vom Menschen und vielen Thieren, namentlich langlebigen, ist bekannt, dass die gelben Körper nach einer gewissen Zeit ihres Bestehens einer Rückbildung anheimfallen, dass durch regressive (Fett?)-Metamorphose die Epithelien (Luteinzellen der Autoren) zu Grunde gehen, das Bindegewebe schrumpft, und so aus dem ehemaligen gelben Körper narbige Einziehungen auf der Oberfläche des Organs entstehen. Die aus diesem Prozesse resultirenden Gebilde sind unter dem Namen der Corpora albicantia und Corpora nigra bekannt.

Die Thatsache der Rückbildung gelber Körper beim Menschen und einigen Thieren ist wohl nicht zu bezweifeln. Dagegen existiren für viele andere Säuger in der Literatur recht widersprechende und z. Th. höchst unklare Angaben.

Was die kurzlebigen Thiere betrifft, so finde ich nur einen bestimmteren Ausspruch bei Schulin (33), dass die kleineren Nager anscheinend gar keine Corpora albicantia bilden.

Diese Angabe ist sicherlich richtig. Ich habe zwar einen

1) Uebrigens erklärt die Thatsache, dass auch unbefruchtete Eier vollentwickelte Corpora lutea haben, einen grossen Theil der Zahlendifferenzen, die Bischoff wegen der entgegengesetzten Annahme erhält und macht die mystischen Ueberwanderungsangaben aus einem Uterushorn ins andere wenigstens zum Theil überflüssig.

grossen Theil junger, oft nur ein halbes Jahr alter Thiere für meine Untersuchungen verwandt, indess habe ich doch namentlich anfangs und auch später noch (besonders nach längeren Unterbrechungen) mit alten, oft sogar recht alten Thieren gearbeitet. Darunter waren solche, welche, so lange sie in meinem Besitz waren, schon neunmal geworfen hatten. Niemals habe ich nun auch nur eine Spur irgend welchen Rückbildungsprozesses bemerkt. Es findet wohl bei sehr alten Thieren auch eine recht starke Fettablagerung in den Epithelien des Corpus luteum statt, aber die Gebilde persistiren.

Haben die Thiere sehr oft für die Fortpflanzung ihres Geschlechtes gesorgt, so erlahmt wohl die geschlechtliche Thätigkeit und das Leben überhaupt sehr bald.

XI. Schlussbetrachtungen.

Nachdem ich die Resultate meiner Untersuchungen dargelegt habe, komme ich am Schlusse dieser Mittheilungen noch einmal kurz auf die oben angeführten Literaturangaben zurück. Zunächst glaube ich zur Genüge die Entstehung des Corpus luteum der Maus hergeleitet zu haben, und damit auch das erste Mal eine erschöpfende Darstellung der Vorgänge gegeben zu haben, welchen der geplatzte Follikel unterliegt, ehe es zur Bildung des eigentlichen Corpus luteum kommt.

Die zuletzt erwähnten Vorgänge waren bisher überhaupt noch nicht beschrieben worden. Ausserdem habe ich gezeigt, dass von den früher geäusserten Ansichten über die Entstehung des Corpus luteum, so verschieden sie auch sind, keine einzige vollkommen stichhaltig ist, obwohl einige in manchen Punkten das Richtige treffen. Auch habe ich den Nachweis führen können, dass keinem einzigen Untersucher ein geeignetes Material zur Verfügung gestanden hat resp. die nöthigen Untersuchungsmethoden nicht angewandt wurden.

Die Ansicht, dass das ganze Gebilde bindegewebigen Ursprungs sein sollte, ist die am wenigsten zutreffende, wenn ich von der ganz absurden Annahme Henle's und Paterson's absehe. Der Wahrheit weiter näher kommen die Angaben Bischoff's Pflüger's (z. Th. Call's und Exner's und Schulin's), welche die rein epitheliale Abstammung vertreten, ebenso die vermittelnden Angaben, namentlich die von Luschka und Waldeyer.

Was allen Autoren aber gleichmässig entgangen ist und worin alle irren, ist der Umstand, dass sie sämmtlich, besonders auch die Autoren, welche richtig eine theilweise oder ganz epitheliale Abstammung annehmen, in der Bildung des Corpus luteum einen Wucherungsvorgang des Epithels sehen. So sagt z. B. auch Waldeyer (42): „Das Follikelepithel zeigt den regsten Wucherungsvorgang und werden seine Zellen bedeutend vermehrt.“ Auch andere Autoren, welche der entgegengesetzten Ansicht huldigen, betonen den Wucherungsvorgang, wie z. B. Schottländer.

Thatsächlich findet bei der Bildung des Corpus luteum der Maus ein Wucherungsvorgang statt, aber nur eine Wucherung von Bindegewebe und Gefässen, wie viele Autoren, namentlich Luschka, Waldeyer, Schulin, auch richtig erkannt haben. Das Epithel aber, das die Hauptmasse des Gebildes ausmacht und doch den charakteristischen Antheil darstellt, vermehrt sich nicht. Der ganze Prozess ist also in Bezug auf das Epithel ein rein hypertrophischer, in Bezug auf das Bindegewebe dagegen ein hyperplastischer. Letzteres aber hat in dem Gebilde nur etwa dieselbe Bedeutung wie in einer Drüse oder sonst irgend einem Organ, ist also nebensächlicher Natur. Die Zahl seiner Elemente ist im ausgebildeten Corpus luteum nicht so sehr viel geringer als die des Epithels, aber die Masse des letzteren überwiegt um das Vielfache.

Meine Untersuchungen beziehen sich nun zwar nur auf eine einzige Säugethierspecies. Aber ich kann nicht glauben, dass die Verhältnisse bei anderen andere sind oder sein können, zumal eine völlige Uebereinstimmung im Bau des fertigen gelben Körpers besteht.

Es wird gewiss auffallen, dass ein so grosses und zellenreiches Gebilde wie das fertige Corpus luteum aus dem anscheinend so zellarmen, hauptsächlich doch aus Flüssigkeit gebildeten Graaf'schen Follikel entstehen und dieselbe oder gar mehrfache Grösse erreichen soll als dieser, ohne dass eine erhebliche Zellvermehrung stattfände.

Jedoch liegt hierin absolut nichts Auffälliges. Man braucht bloss bei der Maus die Epithelien eines sprungreifen Follikels zu zählen (Ei mit Discus abgerechnet) und die Epithelien eines

ausgebildeten Corpus luteum — und man findet fast genau gleiche Zahlen.

Auch der Grössenunterschied kann ja nichts Auffälliges enthalten, wenn man bedenkt, dass jede einzelne Epithelzelle auf das 10-, ja 12fache ihres ursprünglichen Volumens anwächst[1]), dass ausserdem noch Bindegewebe und Gefässe in nicht geringer Zahl hinzukommen, dass schliesslich auch die Zellen des Corpus luteum viel lockerer liegen (namentlich gegen das Centrum hin) als die Zellen des Follikels, dass auch leere oder nahezu freie mit Flüssigkeit oder wenig Zellen erfüllte Räume auch im ausgebildeten Zustand des gelben Körpers nicht fehlen (Gefässspalten, bindegewebiger Gallertkern im Innern).

Alle diese Umstände dürften vollauf genügen, um das scheinbare Missverhältniss zwischen Grösse und Zellenzahl des reifen Follikels und des fertigen Corpus luteum bei allen Säugethierspecies und auch beim Menschen zu erklären. Bei vielen Thieren, die grosse, stark mit Flüssigkeit erfüllte und zellarme Graaf'sche Follikel haben, erreicht das Corpus luteum ja auch nicht einmal die Grösse des Follikel (wenigstens nach den Angaben von Schulin).

Auffällig ist die Schnelligkeit, mit der sich das Corpus luteum der Maus bildet. Auch bei anderen Thieren geht die Bildung, so scheint es, sehr schnell, und ebenfalls in wenigen Tagen vor sich.

Der ganze Modus der Bildung des Corpus luteum ist ein höchst merkwürdiger, der einzig in seiner Art dasteht. Die Entwicklung eines so mächtigen Gebildes auf rein hypertrophischem Wege ohne Vermehrung der specifischen Elemente giebt demselben eine eigenartige Ausnahmestellung, welche durch den geschwulstartigen Bau (es ähnelt sehr einem Carcinom) noch erhöht wird.

Welche Momente zu der eigenartigen Vergrösserung des Follikelepithels und der Bildung des Corpus luteum überhaupt den Anstoss geben, ist schwer zu entscheiden. Sicher ist, dass

1) Beim Menschen sind die Epithelzellen des reifen Follikels nach Luschka nur wenig grösser als die der Maus (9 μ gegen 8), erreichen aber im ausgebildeten gelben Körper eine bedeutend erheblichere Grösse als bei der Maus (bis zur doppelten und dreifachen). Es folgt daraus mit Leichtigkeit, dass das Wachsthum des Corpus luteum beim Menschen ein noch auffälligeres sein muss.

die vermehrte Blutzufuhr zu den Genitalorganen, der Zustand der Congestion und Hyperämie der Beckenorgane zur Zeit der Brunst einer solchen Entwickelung günstig ist. Vielleicht hat auch nach Entleerung der Follikelflüssigkeit und Aufhebung des Druckes, den sie ausübt, das Follikelepithel die Möglichkeit, sich freier zu entwickeln. Dabei ist aber dann wieder merkwürdig, dass die Zellen der Theca, die vorher keine Vermehrungserscheinungen zeigten, jetzt wuchern, das Epithel, das vorher wucherte, jetzt nur wächst, ohne sich weiter zu theilen.

Natürlich drängt sich zum Schluss die Frage auf, welches der Zweck des gelben Körpers sei. Vorläufig wird wohl kaum jemand im Stande sein, auf diese Frage eine voll befriedigende Antwort zu ertheilen. Ich kann nur, wie auch schon Waldeyer geäussert hat, annehmen, dass der durch die Entleerung der stark angefüllten Graaf'schen Follikel aufgehobene Druck im Eierstock durch die Entwickelung der Corpora lutea wiederhergestellt werden soll, um namentlich bei späterer Reifung anderer Follikel die zum Platzen derselben nothwendige Spannung im Ovarium wiederherzustellen.

Sicherlich genügt dieser Erklärungsversuch nicht, und es ist kaum zu bezweifeln, dass dem Corpus luteum noch andere Functionen zukommen, über die zu entscheiden wohl Sache des physiologischen Experiments sein muss. Ich muss die Frage nach der Function des Corpus luteum daher offen lassen und begnüge mich damit, die Entstehung des Gebildes an einem ausreichenden Material dargelegt zu haben.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) Der sprungreife Follikel besteht, abgesehen von Ei und Discus proligerus, aus dem mehrschichtigen Follikelepithel, das Mitosen zeigt, und aus der Theca folliculi. Letztere besteht aus der zellreichen inneren und mehr fibrösen äusseren Schicht. Beide Schichten, Epithel wie Theca, sind an der der Sprungstelle gegenüberliegenden Seite angehäuft.

2) Beim oder nach dem Bersten des Follikels findet in der Regel keine Blutung statt.

3) Der frisch geplatzte Follikel unterscheidet sich vom sprungreifen nur durch das Fehlen der Follikelflüssigkeit und des Eies mit dem Discus proligerus.

4) Ungefähr eine Stunde nach dem Follikelsprung fangen die Zellen der inneren Thecaschicht an, sich mitotisch zu theilen, während die Mitosen im Epithel aufhören. Zugleich findet, wenn keine erhebliche Blutung erfolgt ist, eine allmähliche Ausscheidung von seröser Flüssigkeit statt. In der inneren Thecaschicht treten Wanderzellen auf.

5) 5—7 Stunden nach dem Follikelsprung entstehen durch den Wucherungsvorgang der Thecazellen anfangs feine, später sich verstärkende radiäre Bindegewebszüge, welche das Epithel durchsetzen. Die Zellen der letzteren vergrössern sich allmählich. Die innere Thecaschicht wird bei der Bildung der Bindegewebszüge allmählich aufgebraucht. Leucocyten liegen jetzt allenthalben im Epithel.

6) Im folgenden (in der 40.—50. Stunde) findet dann eine feinere Vertheilung des Bindegewebes innerhalb des Epithels statt und zwar unter gleichzeitigem weiteren Wachsthum der Epithelzellen. Die Wanderzellen bilden zusammen mit dem Bindegewebe ein Netz von Zellen um den centralen Erguss, der allmählich resorbirt wird (das Blut ohne Bildung von Hämatoidinerystallen). Nach völliger Resorption bleibt von ihnen ein bald grösserer, bald kleinerer gallertiger Bindegewebskern im Innern des Corpus luteum übrig.

7) 60—72 Stunden nach dem Follikelsprung sind die Epithelzellen auf das 10fache ihres Volumens angewachsen und werden gruppenweise von anastomosirenden Bindegewebszellen umgeben. Zugleich entstehen reichlich weite Capillaren. Leucocyten fehlen jetzt. Die Bindegewebswucherung hat aufgehört. Das Corpus luteum erhält damit seinen definitiven Bau.

8) Im weitern Verlauf der Entwicklung lagern sich Fettkörnchen in den stark vergrösserten Epithelzellen ab.

9) Jeder Follikel, der platzt, bildet ein echtes Corpus luteum, auch wenn das Ei selbst nicht entleert wird. Follikel, deren Eier nicht befruchtet werden, bilden Corpora lutea derselben Structur und Grösse wie solche, deren Eier befruchtet werden.

10) Eine Rückbildung des Corpus luteum findet bei der Maus nicht statt.

11) Die Corpora lutea der Maus haben anfangs grau-röthliche, später gelbliche Farbe und erreichen die mehrfache Grösse des sprungreifen Follikels.

12) Der charakteristische epitheliale Antheil des Corpus luteum entsteht durch einfache hypertrophische Vergrösserung des ursprünglichen Follikelepithels, das Bindegewebe aus einem Wucherungsvorgang der inneren Thecaschicht u. z. Th. von Leucocyten.

Literatur-Verzeichniss.

1. v. Baer, C. E., De ovi mamuralium et hominis genesis epistola. Lipsiae 1827.
2. v. Beneden, Contribution à la connaissance de l'ovaire de mammifères. Arch. de Biolog. T. I. 1880.
3. Benckiser, Zur Entwicklungsgeschichte des Corpus luteum. Arch. f. Gynäkol. Bd. XXIII.
4. Beigel, Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. Archiv für Gynäkologie. Bd. XIII. 1888.
5. Beulin, J., Das Corpus luteum und der oblitterirte Follikel. Inaug.-Diss. Königsberg 1877.
6. Bischoff, H. L. W., Entwicklungsgeschichte des Kaninchencies. Braunschweig 1842.
7. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Hundeeies. Braunschw. 1845.

7a. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Giessen 1852.

8. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Rehes. Giessen 1854.
9. Bonnet, Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. Berlin 1891.
10. Call und Exner, Zur Kenntniss des Graaf'schen Follikels und des Corpus luteum beim Kaninchen. Sitzber. d. Wien. Akad. Bd. LXXI, Abth. III. 1875.
11. Crety, Contribuzione alla conoscenza dell' ovario dei Chirotteri. Ricerche fatte nel laboratorio di anatom. norm. dell. R. Univers. di Roma. Vol. III. f. 3. 1893.
12. Dalton, J. C., Corpus luteum. Annal. gynaec. soc. (citirt nach Minot).
13. Funke, O., Lehrbuch der Physiologie. 4. Aufl. Leipzig 1866.
14. Gerlach, L., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Ovulationsvorgangs der Säugethiere. Sitzber. d. phys.-med. Soc. zu Erlangen. H. 22. 1890.
15. Grohe, Ueber den Bau und das Wachsthum des menschlichen Eierstocks und einige krankhafte Störungen desselben. Virchow's Archiv Bd. 26. 1863.

16. Harz, Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXII.
17. Henle, Lehrbuch der Anatomie.
18. Hensen, Artikel Zeugung in Hermann's Handbuch der Physiologie.
19. His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. Archiv f. mikr. Anat. Bd. I. 1865.
20. Hölzl, H., Ueber die Metamorphosen des Graaf'schen Follikels. Virchow's Arch. Bd. 143. 1893.
21. Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre. Bd. II. 1867.
22. Leopold, Mehrere Abhandlungen, insbes. Archiv für Gynäkologie. Bd. XXI.
23. Luschka, Lehrbuch der Anatomie. Bd. II. Becken. Tübingen 1864.
24. Mac Leod, J., Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire etc. Archiv. de biolog. T. I. 1880.
25. Meckel v. Hemsbach, Die Bildung der für partielle Furchung bestimmten Eier der Vögel, im Vergleich mit dem Graaf'schen Follikel und der Decidua des Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. III. 1851.
26. Minot, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, deutsche Ausgabe von Kästner. 1894.
27. Nagel, Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1888.
28. Paladino [1]), G., Ulteriori Ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli 1887.
29. Paterson, Edinb. medic. and surg. journ. Vol. LIII. 1840 (citirt nach Waldeyer).
30. Pflüger, Ueber die Eierstöcke der Säuger und des Menschen. Leipzig 1863.
31. Schottländer, Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale beim Mensch und Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
32. Schrön, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstocks der Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.
33. Schulin, K., Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
34. Slavjansky, Zur normalen und pathologischen Histologie der Graaf'schen Bläschen des Menschen. Virchow's Arch., Bd. LI. 1870.
35. Sobotta, J., Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Anat. Anz. Bd. X. No. 15. 1895.
36. Derselbe, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
37. Spiegelberg, Ueber die Bildung und Bedeutung des gelben Körpers im Eierstock. Monatsschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. XXVI. 1865.
38. Tait, The corpus luteum. Lancet. Vol. I. No. 1. 1892.

1) Die andern Arbeiten des Autors waren mir nicht zugänglich.

39. Valentin, Handbuch der Entwicklungsgesch. Berlin 1835.
40. Wagner, G. R., Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper. Archiv f. Anat. und Physiol. 1. Abhl. 1879.
41. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
42. Zwicky, De corporum luteorum origine atque transformatione. Dissert. inaug. Turici 1844.

Die Arbeiten von Chandelux u. einigen a. habe ich nicht erhalten können.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV, XVI und XVII.

Fig. 1. Sprungreifer und frisch geplatzter Follikel der Maus nebeneinander. Vergr. 100.
Fig. 2. Geplatzter Follikel, $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunden nach dem Follikelsprung. Vergr. 100.
Fig. 2a. Ein Theil desselben Follikels. Vergr. 500.
Fig. 3. Zwei geplatzte Follikel nebeneinander (ca. 2 Stunden alt). Vergr. 100.
Fig. 4 u. 5. Junge Corpora lutea von ungefähr 3—4 Stunden Alter (nach dem Follikelsprung gerechnet). Vergr. 100.
Fig. 6. Junges Corpus luteum, 5—7 Stunden alt. Vergr. 100.
Fig. 6a. Ein Theil desselben Gebildes. Vergr. 500.
Fig. 7. Junges Corpus luteum von 10—12 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 8. Corpus luteum von 16—20 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 9. Corpus luteum von 23—24 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 10 u. 11. Zwei Corpora lutea desselben Eierstocks von ca. 30 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 12. Corpus luteum von 50 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 12a. Theil desselben Corpus luteum. Vergr. 500.
Fig. 13. Corpus luteum von 55—60 Stunden. Vergr. 100.
Fig. 14. Corpus luteum von 70—72 Stunden. Verg. 100.
Fig. 15. Corpus luteum aus der Mitte der Trächtigkeit. Vergr. 100.
Fig. 15a. Theil desselben Corpus luteum. Vergr. 500.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

ef = Follikelepithel, *th i* = innere Thecaschicht, *th c* = äussere Thecaschicht, *ke* = Keimepithel, *r* = Rissstelle des Follikels, *l* = Leucocyten, *b* = Bindegewebe, *g* = Gefässe, *bl* = Blut, *x* = Hohlraum des ehemaligen Follikels, *y* = centrales Bindegewebsnetz resp. -Kern.

Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei.

Nach Beobachtungen an Physa fontinalis.

Von

K. v. Kostanecki und **A. Wierzejski.**

Hierzu Tafel XVIII, XIX und XX.

In der vorliegenden Arbeit, welche die Befruchtung des Eies von Physa fontinalis behandelt, haben wir unsere Aufmerksamkeit, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend den sogenannten achromatischen Substanzen gewidmet, das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz nur gelegentlich berücksichtigend. Der Grund hierzu war ein doppelter: erstlich ist nämlich das Verhalten des Chromatins während der Befruchtung heutzutage viel mehr aufgeklärt, als die Vorgänge, welche sich im Protoplasma abspielen, und speciell für die Mollusken ist durch die vorzügliche Arbeit Boveri's das Verhalten der Chromosomen der Hauptsache nach festgestellt und die Vorgänge, die wir bei der Physe zu beobachten Gelegenheit hatten, stimmen mit seinen Angaben im Wesentlichen überein. Einige Thatsachen, welche eine Bestätigung von Boveri's Angaben, im Gegensatz zu denen anderer Autoren, namentlich Platner's, oder hier und da eine Ergänzung derselben liefern, werden wir nicht versäumen näher zu berücksichtigen.

Der zweite Grund, der unsere Aufmerksamkeit vorwiegend auf die Vorgänge im Protoplasma lenkte, war der, dass die von uns angewandte Methode so prachtvolle Bilder der protoplasmatischen Structur ergab und dieselbe mit solcher Deutlichkeit hervortreten liess, dass im Vergleich damit die Chromosomen vollkommen in den Hintergrund traten, ja bisweilen, wenn die Protoplasmafärbung besonders gut gelungen war, selbst auf dünnen Schnitten so von den protoplasmatischen Fäden verdeckt wurden, dass sie nur mit Mühe in allen Einzelheiten hätten erforscht

werden können. Die Deutlichkeit der mikroskopischen Bilder und die Reichhaltigkeit des Materials hat uns aber an einer ununterbrochenen Reihe von Präparaten, was die Vorgänge im Protoplasma betrifft, in manche genaueren Processe eindringen lassen, welche manche von den heutzutage noch offenen Fragen bezüglich des Befruchtungsprocesses selbst sowohl, als auch bezüglich der Zellstructur und Zelltheilung überhaupt, ihrer Lösung entgegenzubringen wohl im Stande sind.

Wir haben uns bemüht, die Arbeit unter steter Berücksichtigung der in der ganzen Befruchtungslehre, sowie in der Zellenlehre überhaupt gewonnenen Resultate durchzuführen; unsere besondere Aufmerksamkeit haben wir den bisher veröffentlichten Beobachtungen an den Mollusken zugewandt, die von Fol, Hertwig, Mark, Platner, Boveri, Conklin u. A. herrühren.

Das Ei der Physe macht ebenso, wie diejenigen anderer Mollusken, den Reifungsprocess erst nachdem das Spermatozoon in dasselbe eingedrungen ist, durch. Es geht daher die Ausstossung der beiden Richtungskörper, wie bei so vielen anderen Thieren, gleichzeitig mit dem eigentlichen Befruchtungsprocess, dem Vordringen des Samenfadens, Entwicklung seiner Strahlung u. s. w. einher.

Wie stets in solchen Fällen, haben wir uns von vorne herein auf eine gewisse Complicirtheit der Bilder gefasst machen müssen. Bei Untersuchung der Präparate wurden wir aber trotzdem in hohem Grade durch die Mannigfaltigkeit und Variabilität der Bilder überrascht, desto mehr, als wir nach den über die Befruchtung bei den Mollusken vorliegenden Arbeiten etwas Aehnliches kaum erwarten durften.

Die Gründe dieser Variabilität sind verschiedene: Wie wir unten genauer sehen werden, rückt nach Eintritt des Samenfadens ins Ei das Keimbläschen, oder vielmehr die Richtungsspindel an die Eioberfläche. Wie nun der Vergleich mehrerer Präparate aus diesem Stadium sofort lehrt, kann der Samenfaden im Verhältniss zu der Stelle, an der die Richtungskörper ausgestossen werden, an jedem beliebigen Punkt der Eioberfläche eingedrungen sein. Für das fernere Vordringen des Spermakerns und seiner Strahlung, also für deren Lage im mikroskopischen Bilde ist dies von nicht geringer Bedeutung. Ein zweiter Grund ist der, dass,

wie wiederum erst aus zahlreichen Präparaten zu entziffern war (vergleiche die beigefügten Tafeln), das Vordringen des Samenfadens und vor allem die Ausbildung seiner Strahlung und das Vorrücken derselben in sehr verschiedenem Tempo stattfinden kann, so dass bisweilen noch vor Ausstossung des 1. Richtungskörpers die Strahlung des Spermatozoons bereits stark entwickelt und weit vorgedrungen sein kann, während ein andermal auch nach bereits erfolgter vollkommener Ausstossung der beiden Richtungskörper die Strahlung des Spermatozoons winzig klein und von ihrem Bestimmungsort weit entfernt liegt; — dazwischen alle möglichen Uebergänge.

Aber abgesehen von diesen rein örtlichen und zeitlichen Unterschieden, abgesehen auch davon, dass die Eier von sehr variabler Grösse und Gestalt sein können, alles Differenzen, denen wir an sich keine grosse principielle Bedeutung haben zuzuschreiben brauchen, mussten uns auch in solchen Dingen Schwankungen auffallen, die wir sonst als constante, charakteristische Momente anzusehen gewohnt sind.

So verlief in der Mehrzahl der Fälle der Prozess der Richtungskörperausstossung sowie der Entwicklung und Wanderung der Spermastrahlung mit äusserst intensiver, in der ganzen Zelle verbreiteter Strahlung; die einzelnen Fibrillen waren von einer ganz auffallenden Stärke und waren, äusserst reich an Zahl, wie dicke Stränge durch die ganze Zelle ausgespannt, die sie mächtig zu beherrschen schienen. Ein andermal war jedoch in der Umgebung der Centrosomen der karyokinetischen Figur des Eies sowie in der Sphäre des Spermatozoons die Strahlung nur angedeutet, der ganze Prozess schien hier nur mit Mühe, matt und schwach vor sich zu gehen. Der Hauptunterschied betraf aber noch denjenigen Theil, der für den ganzen Befruchtungsprozess von der allergrössten Bedeutung ist, nämlich die Strahlung des Spermatozoons. Dieselbe erschien oft einheitlich noch bis zur Annäherung des Sperma- und Eikerns; mitten in der einheitlichen Strahlung waren deutlich ein, bisweilen zwei nahe bei einander gelegene Centrosomen zu sehen, ein andermal aber war sie bereits deutlich in zwei mehr oder weniger von einander entfernte Sphären getheilt, deren Centrum je ein Centrosoma bildete; — zwischen den Centrosomen spannte sich eine zierliche Centralspindel aus.

Wenn wir also diese, hier nur oberflächlich berührten Schwankungen in Betracht ziehen und wenn wir berücksichtigen, dass dieselben in allen möglichen Combinationen vorkommen können, so wird man verstehen, dass die dem Beobachter sich darbietenden Bilder ganz ungemein wechselnd sind und dass bisweilen zwei Bilder, welche dasselbe Stadium des Befruchtungsprozesses und des der Richtungskörperausstossung darstellen, so grundverschieden aussehen können, dass man sich erst in Erinnerung rufen muss, dass sie derselben Thierspecies entstammen.

Wie aus diesem Hinweis ersichtlich ist, können wir keinen Modus feststellen, der als Typus für den ganzen Verlauf der Befruchtung bei der Physe gelten könnte; wir werden vielmehr immerfort auf die mannigfachen hier vorkommenden Verschiedenheiten aufmerksam machen müssen.

Material und Untersuchungsmethode.

Den Gegenstand der Untersuchung bildete ausschliesslich Physa fontinalis L., welche bekanntlich zu den Süsswasser-Gasteropoden aus der Gruppe der Basommatophora gehört. Repräsentanten dieser Gruppe wurden bereits von mehreren Forschern auf ihre Entwickelung untersucht, jedoch wurden dabei die Vorgänge der Befruchtung der Eier bei den betreffenden Arten entweder garnicht oder nur oberflächlich berücksichtigt. Zum Studium derselben ist zwar Physa nicht gerade das günstigste Object, da sie ihren Laich in verhältnissmässig kleinen Klumpen ablegt und ihre Keime auch ziemlich klein sind, jedoch wurde diese Art einfach aus dem Grunde gewählt, weil sie zu anderen Zwecken eingesammelt wurde.

Sie legt ihre Eier wie andere Süsswasser-Gasteropoden an verschiedene Wasserpflanzen ab, besonders häufig an Lemna, Elodea und Myriophyllum. Der Laich hat die Gestalt kleiner, länglicher Gallertklumpen und enthält eine sehr wechselnde Anzahl von Keimen. Die Laichzeit beginnt bereits in den ersten wärmeren Frühlingstagen, dauert die ganze warme Jahreszeit bis in die zweite Hälfte October hinein. Der Laich wurde entweder im Freien gesammelt oder aber wurden die Thiere im Aquarium gehalten, wo sie bei entsprechender Pflege reichlich laichten, selbst bis zur völligen Erschöpfung. Die Befruchtung ist hier ebenso wie bei anderen Mollusken, eine innere, so dass sämmtliche

Eier, auch die, welche unmittelbar nach der Ablage fixirt wurden, bereits befruchtet sind.

Der eingesammelte Laich wurde auf doppelte Art fixirt: entweder in Sublimat und 3 % Salpetersäure (im Verhältniss 2:1) oder in schwacher Lösung von Salpetersäure, etwa 1,5 %. Es hat sich nämlich in der Praxis herausgestellt, dass eine solche verdünnte Lösung die Eier trefflich fixirt und ihre nachherige Befreiung von der Gallerte, eventuell das Herausschälen von Keimen im hohen Grade erleichtert.

Die weitere Behandlung der in Sublimat fixirten Eier geschah nach den sonst üblichen Methoden bis zur Uebertragung in absoluten Alkohol. Für Serienschnitte wurden die Eier mitsammt dem Eiweiss conservirt und zur Fixirung derselben eine stärkere Lösung der Salpetersäure verwendet (2 %); auch blieben sie in derselben bedeutend länger. Hernach wurde die Säure durch allmählich verstärkten Alkohol entfernt (von 30 % an), jede Alkoholmischung öfters gewechselt, bis nach Verlauf von etwa 48 Stunden die Eier in absoluten Alkohol kamen.

Die Sublimat-Salpetersäure conservirt besser die feinere Struktur des Kernes, die Chromatinelemente, Salpetersäure aber die Plasmastruktur.

Es wurde auch die Flemming'sche Flüssigkeit zum Fixiren verwendet, damit aber kein besserer Erfolg erzielt; das damit conservirte Material erwies sich weder für Schnitte noch für die Beobachtung in toto brauchbarer.

Die zum Schneiden bestimmten Eier wurden in Paraffin eingebettet, herausgeschälte Keime dagegen in Photoxylin. Behufs vollkommener Durchtränkung mit Paraffin wurden die gehärteten Eier aus Alkohol abs. durch ein Gemisch desselben mit Chloroform, nachher durch reines Chloroform, schliesslich durch ein in Chloroform gelöstes Paraffin übergeführt, bis sie in reines, weiches Paraffin kamen. Die Uebertragung in hartes Paraffin erheischt Vorsicht, weil bei Einwirkung höherer Temperatur das Eiweiss zu hart wird und beim Schneiden Schwierigkeiten bereitet, so dass bisweilen das ganze Ei herausfällt. Dies zu vermeiden, wurde zum weichen Paraffin tropfenweise hartes zugesetzt, bis das Gemisch etwa jede Sorte zu gleichen Theilen enthielt, hernach kurz vor dem Uebertragen des Objectes in das Einbettungskästchen in reines hartes Paraffin gegeben.

Die Orientirung der Keime für Schnitte ist selbstverständlich unmöglich gewesen, was die Anfertigung einer sehr grossen Anzahl von Serienschnitten nöthig machte.

Zum Färben bedienten wir uns theils des Heidenhain'schen Eisenhaematoxylin-Verfahrens, theils des krystallinischen Haematoxylins ($^1/_2$ %) mit nachherigem Auswaschen in 1 % Alaunlösung. Beide Methoden lieferten sehr gute Resultate, wobei zu bemerken ist, dass die Differenzirung der in toto geschnittenen Eier nach Behandlung mit Eisenhaematoxylin viel Mühe kostet und sehr launenhaft ist, jedoch aus Rücksicht auf die Klarheit der Bilder, zumal das Hervortreten der Centrosomen und Zwischenkörper etc., nicht ausbleiben konnte. — Haematoxylin-Alaun-Färbung hat den Vortheil, dass sie die Strahlung ausgezeichnet ersichtlich macht. Einzelne Präparate wurden auch mit protoplastischen Farbstoffen entweder vor dem Haematoxylin behandelt oder nach demselben nachgefärbt.

Zeichnungen auf Tafel XVIII, XIX und XX.

Wir müssen den Leser ausdrücklich auf die Art und Weise, in welcher die Zeichnungen zu der Arbeit verfertigt wurden, aufmerksam machen. Wie oben angegeben, haben wir die in Paraffin eingebetteten Eier auf 10 μ geschnitten, so dass dadurch ein Ei, abgesehen von seiner Hülle, durchschnittlich in 10 Schnitte zerlegt wurde; die Richtung, in der die Schnitte fielen, war natürlich Sache des Zufalls. Es ist klar, dass dadurch auf einem Schnitt nur kleine Theile der chromatischen und achromatischen Figur sowohl der zur Ausstossung der Richtungskörper, als auch der zum Samenfaden zugehörigen, zu sehen waren. Es wäre gewiss für die Genauigkeit der Darstellung wünschenswerth gewesen, ganze Serien derartiger Bilder zu reproduciren, woraus sich der Leser die ganze Figur hätte reconstruiren können. Dies hätte jedoch die Zahl der Abbildungen auf eine ungemein grosse Summe, wenigstens um das Sechsfache der hier beigefügten anwachsen lassen. Wir haben deshalb in der überwiegenden Zahl Reconstructionsbilder, je nach Bedarf aus 3, 4, 5, bisweilen selbst bis zu 10 Schnitten gegeben, indem in eine Zeichnung aus einer ganzen Reihe von Bildern die wünschenswerthen Einzelheiten hineingezeichnet wurden. Es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass wir uns dabei bemüht haben, das

Reconstructionsbild möglichst der Wahrheit getreu wiederzugeben, namentlich was Lage, Entfernung, Ausdehnung der Sphären und ihrer Strahlen betrifft, so dass sicherlich die Details keine Aenderung erfahren haben. Dabei hat diese Methode, glauben wir, den grossen Vortheil ergeben, dass die Zeichnungen dadurch übersichtlicher und lehrreicher geworden, weil sie uns den ganzen Process übersehen lassen, dabei aber auch in allen Einzelheiten aufs genaueste ausgeführt sind. Einige Zeichnungen, wo wir aus besonderen Gründen darauf verzichten konnten, den ganzen Process in toto darzustellen, oder aber wo uns auf ein specielles Detail besonders ankam, sind, ohne Hilfe der Reconstruction, nach einem Schnitte wiedergegeben. Nähere Angaben darüber werden im Text sowohl als auch in der speciellen Erklärung der Abbildungen folgen.

I. Reife-Erscheinungen.

Bevor wir zu dem eigentlichen Befruchtungsprocess übergehen, müssen wir unsere Aufmerksamkeit dem Vorgang der Richtungskörperausstossung widmen, der erst nach dem Eindringen des Samenfadens beginnt, also gleichzeitig mit dem Befruchtungsakt verläuft, aber einen bis zu einem gewissen Grade unabhängigen und selbständigen Process darstellt. Für die Mollusken besitzen wir hierfür, abgesehen von älteren Arbeiten, bereits genauere Angaben von Fol, Bütschli, Hertwig, Trinchese, Mark, Boveri, Platner, Conklin.

Im unreifen, unbefruchteten Ei liegt das grosse Keimbläschen in der Mitte des Zellleibes. Stauffacher sah im unbefruchteten Ei von Cyclas die beiden Centrosomen, die von einem hellen Hof umgeben, in zwei Einbuchtungen des Eikerns lagen. Wir haben diese Gebilde an den von uns untersuchten Präparaten nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt.

Abgesehen von unreifen, unbefruchteten Eiern, auf deren Wiedergabe in den Abbildungen wir verzichtet haben, war das früheste Stadium, das wir zu beobachten Gelegenheit hatten, dasjenige, welches in Fig. 1 abgebildet ist. Die karyokinetische Figur liegt in der Eimitte, ein typisches Muttersternstadium in Metakinese übergehend. Im Aequator liegen die Chromosomen; auf beiden Polen der achromatischen Figur liegen deutliche nach der Heidenhain'schen Methode tief schwarz gefärbte Centrosomen

umgeben von zwei an beiden Polen gleichmässig entwickelten Strahlenfiguren, die sich nach der Peripherie in das gleichmässigkörnige Plasma verlieren. Später rückt die karyokinetische Figur in der Richtung eines Eiradius hinauf. Wir glauben, dass auch bei Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dotter, wo das Keimbläschen in der Eimitte liegt, der Pol, der zum Richtungskörperpol werden soll, prädestinirt ist, und dass die beiden Pole in dieser Beziehung nicht erst wetteifern[1]). Von dem Augenblick

1) Dass die Lage der karyokinetischen Figur, die zur Bildung der Richtungskörper führt, auch in Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dotter und mit anfangs central gelegenem Keimbläschen, wo sie also anscheinend an jeden beliebigen Punkt der Eioberfläche hinaufrücken könnte, doch eine beständige ist, ergiebt eine rein theoretische Betrachtung. Wenn wir nämlich annehmen, dass das Keimbläschen des unreifen Eis, sein Centrosoma und seine achromatische Substanz überhaupt, die Prophasen der Karyokinese durchmacht, so lange es im Centrum des Eis gelegen ist, so geschieht hier die Einstellung der Spindel u. s. w. nach ganz bestimmten und constanten Gesetzen. Wir glauben, dass es gezwungen und unnatürlich wäre, wollten wir annehmen, dass die ganze karyokinetische Figur (wenigstens bei unserem Objekt) anders, als in ihrer Achse gegen die Oberfläche sich bewegt. Allerdings bleiben hier scheinbar zwei Möglichkeiten übrig, indem diese Bewegung in der Richtung des einen oder anderen Pols stattfinden könnte, doch glauben wir, dass auch hier eine Gesetzmässigkeit herrscht, für deren Entzifferung uns vorläufig die Mittel fehlen, die aber a priori uns als Postulat erscheinen muss mit Hinblick auf Eier mit ungleichmässig vertheiltem Dotter, wo sie so deutlich zum Ausdruck kommt.

Für das Ei von Arion und Helix giebt sogar Garnault an: „Seul l'axe de l'oeuf me paraît être précétabli et cela en raison de la position de l'oeuf dans l'ovaire, le pôle animal étant tourné vers la cavité de la glande, le pôle végétatif vers la paroi."

Dies Factum würde wiederum in bestem Einklang stehen mit der Beobachtung, dass das Centrosoma immer an der freien Seite der Zelle zu liegen kommt. So bemerkt M. Heidenhain, dass er an den Cylinderzellen der Darmgrübchen des Salamanders das Centrosoma während der Zellenruhe und im Beginne der Mitose, so lange dasselbe noch ungetheilt war, immer an der Seite des Kerns fand, die der freien Oberfläche zugewendet war. (Aehnlich Lebrun für die Cylinderepithelzellen der Eileiter der Amphibien.) Der eine von uns hat diesem Gegenstand seit längerer Zeit seine Aufmerksamkeit zugewendet und bemerkt, dass dies für alle Drüsenzellen Geltung hat, auch für die Samenmutterzellen, weshalb denn auch die reifen Samenfäden derart liegen, dass der Kopf (Kern) basal, das Mittelstück (Centrosoma) nach dem Lumen zu zu liegen kommt.

ab, wo die karyokinetische Figur gegen die Eioberfläche vorrückt (Fig. 2—6), fangen die beiden Pole an, bedeutende Verschiedenheiten aufzuweisen. Für die Strahlen, welche um den Pol des zukünftigen Richtungskörpers sich gruppiren, bleibt ein kleinerer Abschnitt der Eikugel, den sie beherrschen können, übrig, während der grösste Theil der Eikugel von Strahlen durchzogen wird, die um den im Ei zurückbleibenden Pol gruppirt sind. Eine Zeit lang bilden die um den Richtungskörperpol angeordneten Polstrahlenfibrillen noch eine vollkommene Kugel (auf Durchnitten einen Kreis), wenn auch die Strahlen nicht mehr in allen Durchmessern gleich lang sein können. Allmählich werden aber sodann die in der Verlängerung der Achse der karyokinetischen Figur sowie in ihrer nächsten Nachbarschaft verlaufenden Fibrillen stets kürzer (vgl. Fig. 3), dann schwinden sie überhaupt, so dass das geometrische Centrum des Pols, also das Polkörperchen selbst in die Eiperipherie zu liegen kommt (Fig. 5. 6). Dabei ist es eine regelmässig vorkommende Erscheinung, dass hierbei die Stelle der Eioberfläche, an der das Polkörperchen liegt, entweder nur minimal, wie in Fig. 4, oder aber bedeutender trichterförmig, wie in Fig. 5 eingezogen erscheint.

Die Abplattung des Dotters in der Richtung der Richtungsachse hat bereits Trinchese beobachtet und auch darauf aufmerksam gemacht, dass der Richtungspol hierbei selbst concav erscheinen kann.

Eine trichterförmige Einsenkung findet sich sehr deutlich in den Figuren Mark's bei Limax, Hertwig zeichnet bei Pterotrachea und bei Phylirrhoë in der Fig. 8 Tafel XI „die Rindenschicht nabelförmig eingezogen", ebenso Conklin bei Crepidula plana.

Dasselbe sah auch Fick beim Axolotl, Sobotta bei der Maus u. a.

Von der Polstrahlenkugel bleibt also schliesslich nur der nach dem Eizellleibe gerichtete Kegel übrig. Die chromatische Figur ist unterdessen aus dem Mutterstern- in das Tochterstadium übergegangen. Die trichterförmige Einziehung schwindet sodann und an ihrer Stelle erscheint jetzt auf der Eioberfläche ein Hügel, in den die Centrosomen mit einer Hälfte der Centralspindel zu liegen kommen. Die zu diesem Pol zugehörige Pol-Strahlung wird immer spärlicher (Fig. 6). Dieser Protoplasmahöcker er-

hebt sich immer mehr über die Eioberfläche, er wird immer schlanker und man sieht sodann auf der Grenze zwischen Eileib und diesem Höcker gegen die Centralspindel hin eine Einschnürung vorschreiten, die bald die Centralspindel erreicht. Unter Bildung eines mächtigen Zwischenkörpers erfolgt die definitive Abschnürung des ersten Richtungskörpers (vgl. Fig. 7—10).

Und nun beginnt ein ganz analoger Process zum zweiten male. Die Analogie reicht bis in alle Einzelheiten. Trotzdem dass, wie wir unten sehen werden, ein bedeutender Grössenunterschied zwischen den fertigen beiden Richtungskörpern besteht, ist eine merkliche Verschiedenheit der karyokinetischen Figur nicht wahrzunehmen, so dass wir die Angaben Hertwig's (für Phylirrhoë und Pterotrachea) nicht gerade bestätigen können, dass „die zweite Richtungsspindel hinter der ersten weit zurückbleibt" (vgl. Fig. 2—16).

Die Vorbereitung zur Ausstossung des zweiten Richtungskörpers beginnt meist, bevor noch die Ausstossung des ersten beendigt ist, ja bisweilen beginnt sie sogar bereits sehr früh. Sie gibt sich dadurch kund, dass öfters auf einem sehr frühen Stadium, wo die zur Ausstossung des I. Richtungskörpers bestimmte karyokinetische Figur noch ziemlich weit von der Oberfläche entfernt ist, an dem künftighin im Ei zurückbleibenden Pol ein doppeltes Centrosoma zu finden ist (vgl. Fig. 2 u. 5), im Stadium, wo der erste Richtungskörper sich bereits deutlich abzuschnüren beginnt, fanden wir das innere Polkörperchen der II. Richtungsspindel stets doppelt (Fig. 7), und zwar die beiden Hälften bereits etwas weiter von einander entfernt. Die im Ei zurückbleibende Chromosomenfigur ist anfangs von der Abschnürungsstelle, die stets durch einen deutlichen, grossen, sich intensiv färbenden Zwischenkörper kenntlich ist, nur um die Hälfte der Länge der Centralspindel entfernt. Ohne dass die Chromosomen weitere Stadien der Metakinese durchmachen, ohne dass es also zu Bildung eines einheitlichen „ruhenden" Kerns kommt, schreitet direkt die Bildung der zur Ausstossung des zweiten Richtungskörpers bestimmten karyokinetischen Figur rasch vorwärts. Die beiden an dem Pol dieser Figur befindlichen Centrosomen fangen an sich zu entfernen, und zwischen ihnen bildet sich eine zierliche, sehr deutliche Centralspindel aus. Dieselbe liegt anfangs annähernd horizontal (Fig. 8), sodann schief gegen die Oberfläche, paratan-

gential (Fig. 9 u. 10) und kommt erst allmählich in einen Eiradius zu liegen[1]) (vgl. Fig. 11—15). Dabei ist bereits in dem in Fig. 9 dargestellten Stadium wahrzunehmen, dass die ganze achromatische Figur sammt den Chromosomen etwas nach unten herabsinkt, noch mehr ist dies in den Stadien ausgeprägt, welche die Fig. 11, 12, 13 darstellen. Die typische Muttersternfigur (Fig. 13 bereits Metakinese) liegt hier viel bedeutender von der Oberfläche entfernt. Und nun wiederholt sich der Vorgang, den wir beim ersten Richtungskörper beobachtet haben; die karyokinetische Figur rückt nach oben hinauf, das oberflächliche Polkörperchen kommt ganz genau in die Eiperipherie zu liegen (Fig. 14 u. 15), wodurch wiederum mehr als die Hälfte der Strahlensonne, die den Pol gleichmässig umgab, verloren geht. Eine Abplattung, eine kleine Einsenkung, selbst trichterförmige Einziehung ist auch hier wahrzunehmen (eine besondere Abbildung hierfür beizugeben hielten wir für überflüssig). Sodann folgt wieder die Erhebung eines protoplasmatischen Hügels, der die eine Hälfte der karyokinetischen Figur in sich aufnimmt (Fig. 16), schliesslich die Abschnürung des II. Richtungskörpers, die in ganz derselben Weise, wie beim ersten Richtungskörper unter Bildung eines äusserst starken und sich intensiv färbenden Zwischenkörpers verläuft (vgl. Fig. 17). Während nun die andere Hälfte der karyokinetischen Figur in der Eizelle verbleibt und daselbst weitere Veränderungen durchmacht, denen wir noch besondere Aufmerksamkeit schenken werden, ist der Process der Ausstossung der beiden Richtungskörper hiermit beendet.

Bei dem ganzen Process scheinen uns mehrere Punkte noch eine besondere Besprechung zu erfordern.

1) Die schiefe paratangentiale Lage der Richtungsspindel, die verschiedene Autoren (Weismann, O. Schultze, Fick, Brauer, Sobotta, Rückert u. v. a. für ihre Objekte erwähnen, haben wir bei der Physa nur eine Zeit lang während der Bildung der zweiten Richtungsspindel bemerkt, während die erste Richtungsspindel stets aus ihrer anfangs centralen Lage in einem Eiradius gegen die Oberfläche hinaufrückte; ebenso lag die zweite Richtungsspindel vom Dyasterstadium stets in einem Eiradius.

Der Persistenz der tangentialen Lage der zweiten Richtungsspindel schreibt es Rückert zu, dass bei Cyclops strenuus der zweite Richtungskörper überhaupt nicht zur Ausstossung kommt, sondern der Kern im Ei verbleibt und noch in einer der Blastomeren im Inneren nachgewiesen werden kann.

Protopasmastrahlen, Sphären, Polkörperchen.

Wir haben oben bereits hervorgehoben, dass beim Hinaufrücken der karyokinetischen Figur gegen die Oberfläche das Gebiet, welches die beiden um die Polkörperchen gruppirten Strahlensysteme beherrschen, immer mehr und mehr ungleich wird. Während die um den Richtungskörperpol sich gruppirenden Strahlen immer mehr an Umfang, an Zahl und an Intensität abnehmen, gewinnen die im Eizellleibe verbleibenden immer mehr an Bedeutung. Wir haben bereits in der Einleitung hervorgehoben, dass die Intensität, mit der die Strahlen im mikroskopischen Bilde uns entgegentreten, grossen Schwankungen unterliegt, was zum Theil auf die verschiedenen angewandten Fixirungsmethoden, auf die Schnittrichtung u. s. w., in der Hauptsache aber auf individuelle Schwankungen zurückgeführt werden muss.

Wenn wir die Fälle, in denen die Strahlung besonders deutlich in Erscheinung tritt, näher betrachten, so ergeben sie sehr lehrreiche Bilder. Die Bilder während der Ausstossung des ersten und zweiten Richtungskörpers verhalten sich so analog, dass wir sie gemeinsam besprechen können. Vergleichen wir Fig. 2, Fig. 6 (I. Richtungskörper), sodann Fig. 15 und Fig. 18, 19, 20 (in den letzteren dreien ist nur der im Ei verbleibende innere Pol der zweiten Richtungsspindel gezeichnet), so sehen wir die Strahlen in mächtigen Zügen sich in dem ganzen Zellleibe verbreiten, und wir können sie direkt bis an die Peripherie der Eizelle verfolgen. In anderen Fällen, wo die Strahlung weniger intensiv und weniger extensiv erscheint, verlieren sich die Strahlen in der mit deutoplasmatischen, mehr peripherwärts verdrängten Körnern beladenen Protoplasmamasse. Wenn auch die Intensität der Strahlung individuell schwankt, so steht sie doch gewiss in keiner Beziehung der Strahlung nach, welche bei jeder karyokinetischen Theilung auftritt; wir möchten dies besonders für die Strahlung, die im Ei nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers zurückbleibt, betonen, weil darin, dass dieselbe in einigen Eiern schwächer entwickelt ist, oder selbst völlig fehlen kann, Henking und mit ihm viele andere Autoren einen Beweis dafür erblickten, dass die Eizelle eine „senile Zelle" sei. Die Strahlen, welche an beiden Polen der karyokinetischen Figur sich gruppiren, verlaufen nicht immer gerade gestreckt,

sondern sind öfters gebogen, bisweilen können sie sogar durch eine gleichmässig bogen-, selbst wellenförmige Biegung, auch spiralige Krümmung eine Art Strahlenwirbel erzeugen, wie es auch Mark bei Limax agrestis, allerdings nicht nach Schnitten, sondern nach Totalbildern, abbildet. In dem Mittelpunkte, in welchem sich die Strahlen treffen, liegen stets sehr deutliche, nach der M. Heidenhain'schen Methode sich sehr distinct färbende Polkörperchen. Sie sind anfangs einfach; so fanden wir in den Prophasen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers, wo eine schöne Centralspindel sich auszuspinnen beginnt (Fig. 8, 9, 10), an jedem Pol stets ein distinktes, einfaches Centrosoma (Polkörperchen), auch in späteren Stadien, im Muttersternstadium, Diasterstadium (vgl. Fig. 1, 3, 4, 6, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21 u. a.) war es auf beiden Polen einfach, aber nicht selten fanden wir es, und zwar bereits in sehr frühen Stadien, doppelt. So z. B. vor der Ausstossung des ersten Richtungskörpers in so frühen Stadien, wie Fig. 2, 5, dann Fig. 7. Dass während der Ausstossung des ersten Richtungskörpers der Polkörper an dem Pol, der in der Eizelle verbleiben soll, verdoppelt ist, ist nichts besonders auffälliges, es deutet dies darauf hin, dass sehr früh, bisweilen im Muttersternstadium bereits, eine Vorbereitung zur nächstfolgenden Karyokinese beginnt. In dem Bilde, welches die Fig. 2 darstellt, war denn auch nur auf dem im Ei verbleibenden Pol das Polkörperchen doppelt, während auf dem Pol, der ins Richtungskörperchen übergehen wird, dasselbe einfach war. Dagegen zeigt Fig. 5 ein Stadium, das wir einigemale gefunden haben, wo auch an dem Pol, der ins Richtungskörperchen übergeht, zwei sehr starke Centrosomen gelegen sind. Das gleiche kommt nach Conklin's Fig. 3 bei Crepidula plana vor.

Auch bei der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers fanden wir an dem gegen die Eimitte gekehrten, inneren Pol zwei Centrosomen. Da das Ei selbstständig keine Theilung durchmacht, so hat diese Zweitheilung des Centrosoma keine praktische Verwendung, da ja, wie wir weiter sehen werden, die Polkörper der zukünftigen karyokinetischen Figur nach der Befruchtung, also der ersten Furchungsspindel, lediglich vom Samenfaden herrühren. Das bei der Ausstossung der beiden Richtungskörper in rascher Thätigkeit begriffene Ei weist hier also ein Uebermaass an Leistung auf, es schickte sich zu einer neuen Thei

lung an, die aber sofort unterdrückt wurde. Sehr charakteristisch ist der Umstand, dass die Verdoppelung der Centrosomen auf den Polen der karyokinetischen Figur, also Vorbereitung zur folgenden Karyokinese, sich gerade in den besonders lebensfähigen Eizellen fand, die eine besonders starke Theilungsenergie aufwiesen, was wir sicherlich aus der äusserst intensiven Strahlung entnehmen können, unter der die Karyokinese verlief. Was die Grösse der Centrosomen betrifft, so ist dieselbe keine ständige, wie ein blosser Vergleich der beigefügten Zeichnungen ergibt. Wenn auch bei der Heidenhain'schen Färbung, die bekanntlich eine Reductionsfärbung ist, dies wohl zum Theil dem verschiedenen Grade der Reduktion zuzuschreiben ist, so glauben wir doch nach Vergleich einer ganzen Anzahl von Bildern, dass dies nicht der einzige Grund ist, und dass auch hier Schwankungen mitspielen, für die wir ein bestimmtes Gesetz nicht finden können.

Die Strahlen, welche sich um das Polkörperchen gruppiren, sahen wir häufig an dasselbe direkt herantreten, so dass wir das Polkörperchen nicht anders als für den Insertionsmittelpunkt der protoplasmatischen Strahlen auffassen können (vgl. Fig. 1, 2, 4, 8, 9, 10, 14, 16, 18, 20 u. a.). Sehr oft wiesen die Strahlen in der Umgebung der Centrosomen Veränderungen auf, welche das typische Bild einer das Centrosoma umgebenden „Sphäre“ [1] lieferten (vergl. Fig. 11, 12, 13, 15). Die Abgrenzung der Sphäre war bisweilen eine sehr scharfe. Sie wurde nicht gerade durch ein typisches „van Beneden'sches Körnerstratum“ hervorgerufen. Die Strahlen wiesen zwar oft einen mikrosomalen Bau auf, bisweilen waren sie aber ziemlich gleichmässig dick und spannten sich mit einer gewissen Wucht und Macht über den Zellleib aus, es wären mächtige sich äusserst intensiv färbende Fibrillen von einer Stärke, wie man ähnliches an Gewebszellen schwerlich finden dürfte und verliefen ziemlich gleichmässig dick; nur an der Grenze der Sphäre waren sie meist deutlich verdickt; die Ver-

1) Diese Sphäre war also hier während des Ablaufs der Richtungsmitose deutlich, dies ist bei Leukocyten und Gewebszellen des Salamanders nicht der Fall; nach Heidenhain fehlt während der Mitose an den Polen der Centralspindel eine abgegrenzte Sphäre gänzlich; die van Beneden'sche „sphère attractive“ ist beim Leukocyten nur während der Zellenruhe, nicht aber während des Ablaufs der Mitose vorhanden.

dickungen waren aber von länglicher Gestalt, sodass dadurch bisweilen ein ziemlich breiter Ring gebildet wurde. Innerhalb dieses Ringes entstand dadurch ein helles Feld, die eigentliche Sphäre[1]), welche meist eine feine Streifung in der Verlängerung der an sie herantretenden Radien (Strahlen) aufwies, so dass auch bei dieser Sachlage die Strahlen an das Centrosoma sich inserirten[2]). Bisweilen konnte innerhalb dieser helleren Sphäre wiederum ein etwas dunklerer Hof unterschieden werden, in dem dann ein intensiv gefärbtes Centrosoma lag (Fig. 6). Die Grösse des intensiv gefärbten Polkörperchens, das in der Mitte lag, war in keinem Abhängigkeitsverhältniss von dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer wirklichen Sphäre. Wir glauben, dass wir in Anbetracht dessen Allen schliessen dürfen, dass die Sphäre ein Bild ist, das durch die Dickenunterschiede der protoplasmatischen Strahlen hervorgerufen wird. Der Umstand aber, dass die Strahlen durch eine gleichmässige Verdickung, sodann durch eine Dickenabnahme gegen das Centrosoma einmal zur Bildung einer Sphäre führen, ein andermal nicht, erklärt sich, glauben wir, aus dem verschiedenen physiologischen Erregungszustand

1) Wir brauchen diesen Ausdruck im Sinne M. Heidenhain's, wie dies die meisten Autoren gewöhnlich thun, verstehen darunter also nicht dasselbe, wie Boveri, der sagt: „Ich würde den Begriff Astrosphäre demnach definiren als denjenigen Complex, der sich im Umkreis des Centrosoma als etwas der Substanz oder Structur nach Specifisches von dem indifferenten Protoplasma unterscheiden lässt. Astrosphäre wäre also das gesammte auf ein Centrosoma centrirte Strahlensystem, sowie die eventuellen Entstehungs- oder Umwandlungsformen oder Reste dieses Strahlensystems, wie sie sich in manchen Fällen auch während des Ruhezustandes nachweisen lassen."

2) Diesen Punkt müssen wir um so mehr betonen, als Boveri sagt: „Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass ich mich auch der Ansicht Heidenhain's, wonach die Radien am Centrosoma inseriren sollen, nicht anschliessen kann. Zu sehen ist davon jedenfalls nichts. Das Centrosoma liegt vielmehr als ein ringsum wohl begrenzter, vielleicht stets von einem radienfreien Raum umgebener Körper da. Wenn sich die fertig ausgebildete Strahlenkugel — nach den Zugwirkungen ihrer Fädchen zu urtheilen — als ein im Centrum zusammengehaltenes, in sich verfertigtes System darstellt, so scheint mir dies darauf zu beruhen, dass sich die Radien selbst im Umkreis des Centrosoma zu einer einheitlichen Bildung, vereinigen aus der dieses Centralorgan weggenommen werden könnte, ohne dass sich in den mechanischen Verhältnissen etwas ändern würde."

der protoplasmatischen Strahlen. Die Befunde, welche wir an unserem Objekt während der Ausstossung der Richtungskörper bezüglich der Centrosomen und Sphären feststellen konnten, stehen im besten Einklange mit den neuesten Zellstudien M. Heidenhain's, für deren Richtigkeit sie ein nicht unbedeutendes Unterstützungsmaterial liefern.

Wenn man in der Literatur Umschau hält, so fällt es sofort auf, dass bezüglich des Verhaltens der Centrosomen und der Strahlung während der Ausstossung der Richtungskörper sich nur wenige Thierspecies, so wie in unserem Falle, an die typische Karyokinese anlehnen, ja wir dürfen wohl sagen, dass manche Zellstructur, die in einigen Gewebszellen während der Karyokinese nur angedeutet ist, hier bei unserem Objekt mit einer unvergleichlichen Deutlichkeit zu Tage tritt.

Dass hier aber in den verschiedenen Thiergruppen grosse Unterschiede vorkommen, ist nach genauen Angaben einer ganzen Anzahl von Autoren über allen Zweifel erhaben.

So berichten Boveri (Ascaris), Vejdowsky (Rhynchelmis), Henking (Insekteneier), Fick (Axolotl), Sobotta (Maus), Rückert (Cyclops strenuus), O. Meyer (Strongylus tetracanthus), dass sich Centrosomen an den Richtungsspindeln, weder an der ersten noch an der zweiten, nachweisen lassen, auch nicht unter Anwendung von Mitteln, die als specifisch für Centrosomenfärbungen gelten; bei der Maus convergiren nach Sobotta die Faserenden gewöhnlich nicht einmal nach einem bestimmten Punkte, ähnlich wie bei Ascaris (Boveri), Sagitta u. a. Aehnliches lässt sich aus Abbildungen vieler Autoren (Henneguy, Born, Herfort, Böhm, Holl u. v. a.) entnehmen. Mit dem Fehlen von Centrosomen an der Richtungsspindel geht der Mangel einer Polstrahlung einher, die meisten Autoren erwähnen ausdrücklich: „es fehlt jede Spur einer Polstrahlung".

Dagegen fehlen aber auch andere Angaben, die die Existenz von deutlichen Centrosomen und einer exquisiten Polstrahlung bekunden, nicht. So berichtet Platner von sehr deutlichen Centrosomen bei der Richtungsspindel von Aulostomum gulo, für Mollusken wird eine sehr deutliche Polstrahlung von Hertwig, Mark, Platner, Boveri beschrieben, Conklin findet in derselben deutliche Centrosomen, ebenso Wheeler bei Myzostoma glabrum, Rückert bei Copepoden, Mead bei Chae-

topterus pergamentaceus, ferner bildet dieselben vom Rath bei verschiedenen marinen Copepoden aufs deutlichste ab und sagt: „Auf Schnitten, die mit Safranin und Haematoxylin gefärbt waren, treten die Centrosomen sowie die gesammte Spindelfigur der ersten Reifungstheilung mit einer fast schematischen Klarheit zu Tage“ [1]). Derartige Angaben liessen sich häufen.

Wenn nun also bei einer Reihe von Thierspecies Centrosomen, und zwar so ungemein deutliche Centrosomen nebst Strahlung vorhanden sind, so können wir ihr Fehlen an den Richtungsspindeln bei anderen zunächst nicht als Regel betrachten. Vom Standpunkte der allgemeinen Zellenlehre aber, vor allem in Anbetracht dessen, was wir von der Mitose überhaupt wissen, erscheint uns als der natürlichste Zustand der, wo Centrosomen an den Enden der Spindel zu finden sind. Wenn dennoch an der Richtungsspindel in einzelnen Thiergruppen diese Gebilde vermisst werden (was regelmässig mit dem Fehlen einer Polstrahlung einherzugehen scheint), so muss unserer Auffassung nach zunächst untersucht werden, auf welche Weise diese Insertionsmittelpunkte für die Spindelfasern hier ersetzt werden. Dass sie hier nicht einfach fehlen, sondern vielmehr in ungeformtem Zustande existiren [2]), dafür sprechen einige neuere Beobachtungen, die für uns von grösstem Werth sind. So konnte Brauer bei dem parthenogenetisch sich entwickelnden Ei von Artemia salina an der Richtungsspindel keine Centrosomen finden,

1) Dass auf ältere Angaben, wo die Untersuchungen nicht mit Hülfe von specifischen Methoden und nicht mit besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit geführt wurden, nicht allzuviel Werth gelegt werden kann, beweist nur folgende Bemerkung vom Rath's: „In Betreff der ersten Richtungsspindel möchte ich nur noch beiläufig bemerken, dass ich bei allen untersuchten Species die Centrosomen gesehen habe, auf dem Präparat von Euchaeta hebes, welches von Dr. Giesbrecht angefertigt war, fehlte dagegen jede Spur von Centrosomen, was ich auf die relativ einfache Conservirungsmethode (Sublimat) und Färbungsmethode (Carmin) zurückführen möchte.“

2) Brauer: „Es ist nicht einzusehen, weshalb diese Theilungen, die doch in allen übrigen Punkten, besonders im Vorhandensein von Spindelfasern, in dem Act der Ueberführung der Tochterplatten u. s. w. sich vollständig dem Schema einer mitotischen Theilung anschliessen, in diesem einen Punkte abweichen sollten.“ . . . „Muss somit meiner Ueberzeugung nach auch das Vorhandensein eines Centrosoma bei den Richtungsspindeln in allen Fällen unbedingt angenommen werden“...

nach Abschnürung des Richtungskörpers wird aber am Eikern kurz nach seinem Abrücken von der Peripherie ein Centrosoma sichtbar; Brauer meint mit Recht, dass dies Centrosoma sich nur von einem solchen der Richtungsspindel ableiten lasse, „und zwar wird man es suchen in den feinkörnigen, dotterfreien Protoplasmaansammlungen, welche mehr oder weniger deutlich an den Polen der Spindel auf den Präparaten erkennbar waren". Henking hat bei Insekteneiern, die er längere Zeit hindurch unter hohem Luftdruck gehalten hat, sowohl die Fibrillen der Richtungsspindeln viel deutlicher als gewöhnlich, als auch Centralkörper an deren Pol gesehen, während sie sonst in typischer und deutlicher Ausbildung bei der Richtungsspindel der Insekteneier nicht auftreten, ebenso wurde durch erhöhten Luftdruck die Strahlung des Henking'schen Thelyids sehr verdeutlicht. Aehnlich hat Sala an den Richtungsspindeln der Eier von Ascaris megalocephala, die normalerweise keine Centrosomen und keine polare Strahlung haben, dieselben künstlich, durch Kälteeinwirkung hervorgerufen, und zwar traten sie da, wie aus seinen Zeichnungen und aus seinen Beschreibungen zu entnehmen ist, sehr deutlich auf. Sala schliesst hieraus mit Recht, dass diese Gebilde dennoch in den normalen Eiern unmöglich vollkommen zu Grunde gehen können, sondern daselbst in umgebildetem Zustande vorhanden sein müssen; und zwar erblickt er ein Analogon zu den Centrosomen in den mit Vesuvin färbbaren Körnchen, die an den Polen der Richtungsspindeln bei den normalen Eiern von Ascaris megalocephala sich finden, und die dann durch Kälteeinwirkuug zu einem einzigen geworden sind. „Wir können natürlich nicht zugeben, dass es der Einwirkung der Kälte möglich sei, ein nicht vorher schon vorhandenes Centrosoma im Ei entstehen zu lassen." Bei ferneren Untersuchungen gerade derjenigen Objekte, bei denen typische Centrosomen fehlen, wären nicht nur diese Befunde zu berücksichtigen, sondern auch der Umstand, dass Hermann fadenförmige Centrosomen bei Helix, Zimmermann faden- und netzförmige Centrosomen an Pigmentzellen von Knochenfischen gefunden haben.

Für diese Betrachtungen sind von grösster Bedeutung die in neuester Zeit angeregten Untersuchungen über die phylogenetische Entstehung der Centrosomen. R. Hertwig sagt: „Die Bildung eines im Protoplasma lagernden Centrosoma ist unzweifel-

haft für die Zellen von grossem Vortheil. Denn hierdurch muss ein viel innigerer Zusammenhang in den Theilungs- und Bewegungserscheinungen zwischen Kern und Protoplasma und damit eine grössere Harmonie in den Lebensfunktionen der Zelle erzielt werden, als es ohne dies der Fall sein würde. Wir werden deshalb in der Entstehung der Centrosomen eine Vervollkommnung, die Anbahnung einer höheren Entwicklungsstufe der Zelle zu erblicken haben.“ Wenn demnach die Centrosomen sich erst allmählich herausgebildet haben, so wäre es nicht unmöglich, dass die Verhältnisse an der Richtungsspindel bei einigen Thiergruppen sich an phylogenetisch ältere Zustände anlehnen.

Die Betrachtung der achromatischen Structuren während der Ausstossung der Richtungskörper führt uns zur Frage nach dem Mechanismus dieses Processes. Durch die Erkenntniss, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper nur ein modificirtes Bild karyokinetischer Zelltheilung vor uns haben, ist der Forschung der richtige Weg in dieser Richtung hin gebahnt worden. Jede Betrachtungsweise in dieser Beziehung kann sich daher nur in nächster Anlehnung an die neuesten Ergebnisse der allgemeinen Zellstudien bewegen. Es kann hier nicht der Ort sein, dieses umfangreiche Problem, alle die aufgetauchten Hypothesen und Controversen genauer zu erörtern, wir wollen lediglich unter Berücksichtigung der für die Mechanik der Mitose gewonnenen Anschauungen diejenigen Punkte hervorheben, welche speciell für den Process der Ausstossung der Richtungskörper charakteristisch sind; was bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse fast nur einer Betrachtung der besonderen Verhältnisse und Unterschiede, welche hier im Verhältniss zur gewöhnlichen Karyokinese obwalten, gleichkommt.

Die Bestrebungen aller neuen Arbeiten über den Mechanismus der Karyokinese gehen dahin, die Kräfte ausfindig zu machen, vermöge deren die monocentrische Gruppirung des Protoplasma in die dicentrische übergeht, denn alles spricht dafür, dass alle anderen Processe, so vor allem die Zweitheilung der Chromosomen und ihre gleichmässige Vertheilung auf die Tochterzellen, sodann die gleichmässige Vertheilung der protoplasmatischen und deutoplasmatischen Massen u. s. w. nur eine weitere Folge dieses Hauptprocesses ist, indem durch physiologische Verkürzung einzel-

ner Theile der gemeinsamen Strahlung (Polstrahlung, Zugfasern) dies im Einzelnen durchgeführt wird.

Die ersten Stadien, überhaupt die Prophasen, unterscheiden sich bei der Richtungsmitose durch nichts von der gewöhnlichen karyokinetischen Zelltheilung; der Unterschied beginnt erst in den nachfolgenden Stadien (in unserem Fall vom Mutterstern beginnend). Von diesem Augenblick an verliert hier der Ziegler'sche Satz seine Geltung: „bei der Zelltheilung stellt sich die Kernspindel so, dass die von dem Protoplasma auf den Pol der Spindel ausgeübte Anziehungskraft jederseits gleich ist." Vielmehr gibt sich eine bedeutende Differenz darin kund, dass das Gebiet, welches die um das eine Centrum gruppirten Strahlen beherrschen, immer kleiner und kleiner wird; die Strahlen selbst nehmen an Zahl, an Länge, Umfang und Mächtigkeit ab, während umgekehrt die Strahlung am anderen Pol immer mehr die Oberhand gewinnt. Hand in Hand hiermit geht eine verschiedene Gruppirung der deutoplasmatischen Dottermassen. Dieselben werden immer mehr von dem Pol der zukünftigen Richtungskörperchen verdrängt, so dass derselbe zu einem rein protoplasmatischen Pol wird, und werden immer mehr nach der entgegengesetzten Richtung verschoben, wo sie dicht angehäuft in der Eizelle verbleiben.

Welcher ist nun der primäre Vorgang? die Verkürzung der protoplasmatischen Strahlen oder die unsymmetrische Anhäufung der Dottermasse? Wir glauben, dass sich heutzutage diese Frage nicht so leicht direkt beantworten lässt.

Oscar Hertwig, der als einer der ersten uns die Ausstossung der Richtungskörper als eine wirkliche Zelltheilung auffassen lehrte, hat durch seine wichtige Arbeit über die Vergleichung der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden der von Boveri angebahnten Erkenntniss zum definitiven Siege verholfen, dass wir in den Richtungskörpern rudimentäre Eier vor uns haben, die von der mächtigen Eizelle sämmtlicher deutoplasmatischen Stoffe beraubt wurden. Diese Erkenntniss lehrt uns zugleich, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper, wie sie heute vorliegt, das Endresultat einer langen phylogenetischen Entwicklung vor uns haben. Während derselben war die eine Hälfte der Strahlung bestrebt, sich einer grösseren Dottermasse zu bemächtigen; wir müssen wohl annehmen, dass sobald dies

einmal, wenn auch nur in einem gewissen Grade, gelungen war, diese Hälfte der Strahlung sich in einem ungemein günstigeren Ernährungsverhältnisse befand, zugleich aber der Druck in dieser Eihälfte ein stärkerer war, sodass dadurch die karyokinetische Figur nach der entgegengesetzten Richtung gedrängt wurde. Und sobald einmal das Gleichgewicht in der Strahlung aufgehoben war, ging durch fortwährend neue Aneignung der Dottermassen und Wachsen der Strahlen einerseits, ihre Verminderung anderseits, dieser Kampf ums Dasein immer weiter, bis schliesslich der obere Pol mit seiner geschwächten, reducirten Protoplasmamasse übrig blieb. Wir glauben, dass auch heutzutage gewissermaassen als verkürzte Recapitulation des ganzen phyologenetischen Entwicklungsmodus in den Anaphasen sich ähnliche Processe abspielen, das ähnlich, nachdem einmal das Gleichgewicht in den beiden Tochterstrahlensystemen gestört worden ist, die Strahlen, die sich um den Richtungskörperpol gruppiren, allmählich verkümmern, so dass durch den Druck der in der anderen Hälfte des Eizellleibes angesammelten Massen der Pol an die Peripherie, dann sogar über die Eioberfläche hinaus verdrängt wird. Bei der Abschnürung des Richtungskörpers von der Eizelle brauchten, glauben wir, keine anderen Kräfte in Action zu treten, als diejenigen, welche auch während jeder karyokinetischen Zelltheilung die definitive Abgrenzung der beiden Zellkörper bewerkstelligen, nämlich die im Aequator sich treffenden und ihr Gebiet sich streitig machenden Polstrahlen.

Der ganze Mechanismus bei der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers ist in allen Punkten analog mit dem bei der Ausstossung des ersten. Nur beginnen hier die für die Richtungskörperbildung charakteristischen Momente früher noch, als bei der Ausstossung des ersten Richtungskörpers (vgl. Fig. 9, wo bereits eine Asymmetrie der beiden Hälften der karyokinetischen Figur deutlich hervortritt.). Aber in den allerfrühesten Stadien (Fig. 7, 8) ist abgesehen davon, dass die ganze Karyokinese an der Oberfläche verläuft, was die achromatische Figur betrifft, der Vorgang in nichts von demjenigen bei jeder karyokinetischen Theilung verschieden; die beiderseitigen Strahlen sind namentlich anfangs vollkommen gleich und es herrscht sogar in der Eizelle eine Zeit lang offenbar die Tendenz, die ganze karyokinetische Figur in der die polare Differenzirung sich noch nicht typisch ausge-

bildet hat, wieder tiefer in den Zellleib herabsinken zu lassen, um Verhältnisse herzustellen, wie sie für eine normale Karyokinese nothwendig wären — dies dauert aber nur eine Zeit lang, bald rückt die ganze Figur wieder gegen die Peripherie hinauf. Sobotta hat die ungleiche bei der Richtungskörperbildung erfolgende Zelltheilung aus der tangentialen Lage der Richtungsspindel zu erklären versucht. Uns scheint der Umstand, ob die Richtungsspindel tangential oder im Eiradius gelegen ist, für die Erklärung des Mechanismus der ungleichen Zelltheilung ganz nebensächlich und untergeordneter Natur zu sein.

Für die tangentiale Lage der Richtungsspindel aber, wie sie bei einigen Thieren beobachtet wird, dürften ganz besondere, in unserem Fall offenbar nicht in Betracht kommende, Umstände wirksam sein. Dass es in der That erst allmählich in der phylogenetischen Entwicklung dazu gekommen ist, dass der erste Richtungskörper eine so sehr verkleinerte, rudimentäre Eimutterzelle, der zweite und die eventuellen Tochterzellen des ersten so minimale abortive Eier geworden sind, dafür sprechen manche Beobachtungen. Nicht immer sind nämlich die Richtungskörper so minimal und rudimentär, wie in unserem Falle. Sobotta gibt für die Maus an: „Die Richtungskörper sind gross, grösser als Gewebszellen (sogar mehrfach so gross, als die meisten), nicht so erheblich viel kleiner, als das Ei selbst. Sie besitzen eine deutliche Zellmembran, wie die Eizelle, ein Protoplasma, welches dem des Eis völlig gleicht und selbst, wenn auch nur spärlich, kleine Dotterbestandtheile enthält." „Die Richtungskörperchen sind nicht bloss wohl ausgebildete Zellen, sondern sogar reife Geschlechtszellen mit reducirter Chromosomenzahl. Ich halte es durchaus nicht für ausgeschlossen, dass auch mal ein Richtungskörperchen befruchtet wird." Dass es ausnahmsweise auch bei Mollusken einen ähnlichen Process geben kann, könnte man, obgleich wir ähnliches selbst nicht beobachtet haben, aus der Aeusserung Garnault's entnehmen: „La première cellule polaire, en général de petite taille peut atteindre quelquefois le $^1/_4$ environ du volume de l'oeuf. Il existe même des cas, dont, il est vrai, l'interprétation n'est pas pour moi absolument certaine, où, à la suite de la première mitose, il se produirait deux éléments égaux capables d'évolution ultérieure." Weitere Untersuchungen an Eiern, die besonders grosse Richtungskörper bilden, dürften

für die Ableitung der bei Richtungsmitose speciell in Betracht kommenden Momente von besonderer Bedeutung sein.

Bestandtheile und Zahl der Richtungskörper.

Wir haben oben bereits gesehen, dass in die Richtungskörper, sowohl in den ersten als auch in den zweiten, ausser der jedesmaligen Hälfte der Chromosomen auch Theile der achromatischen Figur übergehen und zwar ein Polkörper (in Fällen wie Fig. 5 selbst zwei), sodann die Hälfte der Centralspindel und ausserdem eine, wenn auch geringe Polstrahlung, sowie diejenigen achromatischen Fäden, welche die Chromosomen mit dem Polkörper verbinden. Ausser diesen Theilen, die rein protoplasmatisch sind, dürften wohl keine, oder wenigstens beinahe keine anderen Zellbestandtheile in dieselben übergehen; vor allem keine irgendwie bedeutenderen deutoplasmatischen Produkte, da eine Körnelung nur höchstens spurweise in dem Höcker, der zum Richtungskörper werden soll, und sodann in dem Körperchen selbst wahrzunehmen ist. Aehnliches haben auch Mark und Hertwig hervorgehoben. Dies ist auch bei anderen Thieren der Fall, selbst bei der Maus (Sobotta), wo es zur Bildung von ganz ausnahmsweise grossen Richtungskörperchen kommt, enthalten dieselbe nach Sobotta doch nur wenige deutoplasmatische Bestandtheile. Der Richtungskörper wäre somit in unserem Falle ein exquisites Beispiel eines rein protoplasmatischen Zellleibes.

Während nun aber anfangs (Fig. 6, 7, 15) die protoplasmatischen, in den Richtungskörper übergehenden Theile ihre fädige Structur deutlich bekunden, verwischt sich dieselbe sehr rasch, und sobald der Richtungskörper sich vollkommen abgeschnürt hat, erscheint er im miskroskopischen Bilde fast homogen, ohne dass man Spuren der fibrillären Structur nachweisen kann. Das in den Richtungskörper übergehende Polkörperchen kann man in dem fertigen Körper nicht mehr nachweisen, wenn auch vielleicht die dicht bei einander liegenden Chromosomen dasselbe für unser Auge verdecken. Die Chromosomen der Richtungskörperchen liegen bei einander und bilden keinen ruhenden Kern aus (wie etwa bei der Maus oder beim Axolotl).

Den ersten Richtungskörper haben wir in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einfach gefunden, nur in ganz vereinzelten

Fällen doppelt, sowie in dem Falle Fig. 16, wo allerdings die Durchschnürung in zwei getrennte Zellen noch nicht völlig vollzogen ist. Geringe Andeutungen dieser Einschnürung im Zellleibe des ersten Richtungskörpers sahen wir öfters, ebenso öfters eine Sonderung der Chromatinmasse in zwei getrennte symmetrische Gruppen. Es dürfte wohl der Schluss erlaubt sein, dass diese Zweitheilung des ersten Richtungskörpers auf eine grössere Theilungsenergie der primitiven Eimutterzelle schliessen lässt, und vielleicht dürften Fälle, wie der in Figur 5 dargestellte, wo das Protoplasma mit zwei Polkörperchen in den Richtungskörper übergeht, bereits als Vorläufer dieser Zweitheilung des ersten Richtungskörpers gelten. Diese Zweitheilung des ersten Richtungskörpers ist bereits von zahlreichen Autoren bei verschiedenen Thiergruppen entweder als ständige oder als facultative Erscheinung beobachtet worden, für die Mollusken von Trinchese, Mark, Bütschli, Boveri, Hertwig, Garnault[1]); ja sie ist sogar im Sinne der Theorie, wonach der erste Richtungskörper eine rudimentäre Eimutterzelle ist, ein theoretisches Postulat, dessen thatsächliche Bethätigung einmal verwirklicht, ein andermal unterdrückt sein kann. Hiermit steht auch aufs schönste die Thatsache im Einklang, dass der erste Richtungskörper stets bedeutend grösser ist, als der zweite.

Zwischenkörper.

Die Zugfasern weisen während der Richtungskörperbildung dieselbe Eigenthümlichkeit auf, die von vielen Autoren für die Richtungsspindel betont wird (vgl. Boveri, Sobotta u. a.), nämlich, dass sie nur aus spärlichen Fasern besteht, deren Zahl nach den Zählungen der Autoren bei vielen Thiergruppen der Zahl der Chromosomen für gewöhnlich entspricht, so dass an jedes Tochterelement nur ein einziges Fädchen herantritt.

Die Centralspindel ist sowohl bei der ersten als auch bei der

1) Garnault: D'ordinaire, il se produit seulement deux globules polaires, souvent l'un d'eux, généralement le premier, le plus volumineux, se segmente par division mitosique. Le second peut aussi se segmenter par le même procédé. — Er zeichnet sodann einen Fall, wo zusammen sechs Richtungskörperchen vorhanden waren und erklärt ihn folgendermaassen: „Le cas représenté me ferait supposer qu'il peut s'en produire 3, chacun d'eux se serait segmenté."

zweiten Richtungsspindel von bedeutender Grösse, breit, bauchig; erst von der Dyasterphase ab tritt eine Verkleinerung derselben ein (ähnlich wie dies Boveri für Ascaris, Sobotta für die Maus beschrieben), so dass in dem Augenblick, wo die Centralspindel zur Hälfte in den protoplasmatischen Höcker, der zum Richtungskörper werden soll, hinaufgerückt ist, sie bedeutend verkleinert ist.

Dass es nun gerade bei der Ausstossung der Richtungskörper und bei deren Abschnürung vom Eizellleibe zur Ausbildung eines besonders schönen Zwischenkörpers kommt, ist aus zahlreichen Angaben in der Literatur hinlänglich bekannt. Unsere Präparate können in dieser Beziehung eine neue, sehr lehrreiche Bestätigung liefern. Noch vor der Einschnürung der Zelloberfläche sahen wir in der Centralspindel, die wir nur einmal in Fig. 7 abgebildet, aber öfters beobachtet haben, im Aequator eine Differenzirung, die in einer länglichen Anschwellung ihrer Fasern bestand [1]). Diese Anschwellung trat ungemein charakteristisch zu Tage, so, dass sie ein typisches Bild dessen, was in der Literatur als „Zellplatte" bekannt ist, darstellt. Bei beginnender und fortschreitender Einschnürung der Oberfläche des Zellleibes in dem hier verlegten Aequator wird nun dieser Theil der Centralspindel von der Seite her zusammengedrängt und immer mehr eingeschnürt; der eingeschnürte Theil der Centralspindel färbt sich äusserst intensiv (vgl. Fig. 17) und selbst nach völliger Abgrenzung des Richtungskörperchens (gleichgiltig ob des ersten oder zweiten) bleibt ein starker Zwischenkörper übrig, der bei unseren Färbungsmethoden an Intensität der Färbung den Chromatinmassen in keiner Weise nachsteht (Fig. 8, 9, 10, 24, 26, 27, 28, 33b, 35, 36, 37). In diesem Zwischenkörper sind die beiderseitigen Hälften der Centralspindel vereint. Doch schwinden die nach dem Richtungskörper gerichteten Fäden sehr bald. Wie wir erwähnt haben, erscheint der Richtungskörper bald fast homogen, dagegen erhält sich der nach der Eizelle zu gerichtete Strahlenkegel lange Zeit. Die Strahlen sind in frühen Stadien von dem Zwischenkörper bis zur Chromatinfigur zu verfolgen, wo sie anfangs zwischen den Chromosomen bis zum Pol-

1) Diese wird für die Mollusken von Mark und Garnault erwähnt (épaissements équatoriaux légèrement colorables des filements du fuseau).

körperchen verlaufen müssen, auf die Weise eine Spindel von der halben Grösse darstellend. In späteren Stadien sieht man aber die vom Zwischenkörper ausstrahlenden Fibrillen sich im Eizellleib verlieren und in das körnige, in Wirklichkeit wohl reticulär angeordnete Protoplasma allmählich übergehen. Es ist also hier offenbar, dass die Continuität der Centralspindelfasern aufgehoben ist und dieselben sich allmählich in das umgebende Protoplasma aufgelöst haben.

Was nun die Schicksale der bei Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers entstandenen Zwischenkörper im Einzelnen betrifft, so ist zu bemerken: Der nach Ausstossung des ersten Richtungskörpers übrigbleibende Zwischenkörper kennzeichnet hier eine Zeit lang die Abschnürungsstelle; die ins Innere des Eizellleibes gerichteten Fäden sind deutlich wahrnehmbar. Sobald aber die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers bestimmte karyokinetische Figur gegen die Oberfläche vordringt, schwinden die Fasern, welche die Reste der ersten Centralspindel darstellen, vollständig, sodann rückt das Polkörperchen, das demnächst ins zweite Richtungskörperchen übergehen wird, bis an die Peripherie heran und kommt an dieselbe Stelle zu liegen, wo das erste Richtungskörperchen abgeschnürt wurde. Dadurch fällt bisweilen der Zwischenkörper mit dem Polkörperchen des zweiten Richtungskörpers zusammen, die Polstrahlung des zweiten Richtungskörpers kommt in einer dunklen, intensiv gefärbten Masse zusammen. Dann muss aber dieser Zwischenkörper bald verschwinden, denn in späten Stadien sieht man ein distinctes Polkörperchen in der Peripherie der Eizelle liegen; ein Zwischenkörper konnte daneben nicht wahrgenommen werden. Auch späterhin sahen wir zwischen dem I. und II. Richtungskörper denselben nicht.

Viel beständiger ist das Schicksal des Zwischenkörpers nach Abschnürung des zweiten Richtungskörperchens. Vermittels desselben sitzt das zweite Richtungskörperchen wie an einem Stiel der Eizelle auf[1]). Während auch hier gleichfalls die in das Polkörperchen ausstrahlende Halbspindel bald schwindet und dadurch der Zwischenkörper scharf gegen das Richtungskörperchen abgegrenzt ist, sieht man ein anfangs compactes, dann all-

1) Dies stellt Mark für Limax in sehr schöner Weise in seiner Arbeit dar.

mählich schwächeres Strahlenbündel sich wie aufgefasert in dem protoplasmatischen Eizellleib verlieren. Schliesslich können die Fasern völlig schwinden, so dass nur ein entweder mehr platter, oder etwas mehr rundlicher Körper an der Abschnürungsstelle in der Eioberfläche liegen bleibt. Derselbe erhält sich lange Zeit (vgl. Fig. 26, 27, 28, 33b); so haben wir ihn bis zum Diasterstadium des befruchteten Eies selbst, als sich an dieser Stelle bereits eine kleine, nunmehr für die Furchungsspindel aequatoriale Einschnürung des Zellleibes kenntlich zu machen begann (vgl. Fig. 35, 36, 37), aufs genaueste wahrnehmen können. Es sei bei der Gelegenheit bemerkt, dass bei der Durchschnürung der beiden ersten Furchungskugeln[1]) als auch bei der Abschnürung der Blastomeren bis in späte Morulastadien es zur Bildung sehr schöner Zwischenkörper kommt. Ihre Bildungsweise und ihre Schicksale sind sehr analog mit den eben besprochenen. Sie beginnen mit denselben länglichen, regelmässigen Anschwellungen der Centralspindelfasern im Aequator (Fig. 36), diese angeschwollenen Theile werden bei der Einschnürung des Zellleibes in der Mitte zusammengeschnürt, die peripheren zunächst, die centralen etwas später, wie dies in einem äusserst typischen Falle (Fig. 38), der die Abschnürung der beiden ersten Furchungskugeln darstellt, abgebildet ist. Auch hier erhält sich auf der Grenze zwischen den beiden Zellen der Zwischenkörper sehr lange Zeit hindurch, und die beiden Strahlenbündel, die hiervon in den Zellleib ausstrahlen, sind ausserordentlich deutlich (Fig. 38). Was die eigentliche Bedeutung dieses wie eine Art Zellbrücke zwischen den Zellen übrigbleibenden Zwischenkörpers ist, konnte auch in diesem Falle nicht entziffert werden, wiewohl die Constanz, die Deutlichkeit und Stärke, mit der sie in Erscheinung traten, dafür sprechen, dass es keine bedeutungslosen Gebilde sein können.

II. Befruchtung.

1. Eindringen des Samenfadens und Umdrehung desselben.

Wir haben oben bereits erwähnt, dass bei der Physe, ähnlich wie bei allen Mollusken, der Befruchtungsprocess theilweise

1) Auch hierfür giebt Mark schon sehr deutliche Abbildungen in seiner Arbeit über Limax.

gleichzeitig mit dem Reifungsprocess verläuft. Das Spermatozoon bohrt sich in das Ei mit dem Kopfe voran hinein. Wir haben dieses früheste Befruchtungsstadium nur einmal zu beobachten Gelegenheit gehabt: Der Spermakopf war mit einem sehr kleinen Theile der Geissel bereits ins Ei eingedrungen, während der übrige Theil der langen Geissel noch ausserhalb der Eizelle in der Gallerthülle zu sehen war. Da aber das Ei im Uebrigen beschädigt und die Serie unvollständig war, so eignete es sich nicht zur Darstellung. Die nächsten Stadien entsprachen alle ungefähr der Fig. 1. Der Spermakopf lag bereits etwas von der Peripherie entfernt und mit ihm war die ganze ungemein lange Geissel ins Ei eingedrungen. Nach den Bildern, die wir gesehen haben, glauben wir, dass die Geissel regelmässig in toto ins Ei-Innere eindringt. Da die Geissel bei der Physe ebenso wie bei anderen Mollusken (Arion, Cymbulia, Tiedemannia u. s. w.) von ganz ausserordentlicher Länge ist, so liegt sie mehrfach geschlängelt, wobei die Drehungen und Schlingen der mannigfachsten Art sein können, wovon die Fig. 1, 7, 21, 22 einige Vorstellung geben können. Die ins Ei eingedrungene Samenfadengeissel färbt sich ungemein intensiv[1]); sie erscheint in den nach Heidenhain's Methode gefärbten Präparaten intensiv dunkelblau, fast schwarz-blau. Auf den durchschnittlich 10 μ dicken Schnitten war dieselbe natürlich nur stückweise zu sehen und lag bisweilen in mehreren (bis zu 7 oder 8) Schnitten. Da aber wegen der intensiven Färbung auch die kleinsten Bruchstücke genau herauszufinden waren, so hoffen wir bei der Reconstruction ein vollkommen getreues Bild derselben gegeben zu haben.

Die Geissel ist mit dem Spermakern vermittelst des Mittelstücks in Verbindung, über dessen Schicksale wir unten nähere Auskunft erhalten werden. Diese Verbindung ist in der Fig. 1 noch zu sehen, in der Fig. 7 aber bereits aufgehoben. Nachdem wir in Stadien, wie Fig. 7 und namentlich Fig. 21 und 22, also noch während der Ausstossung des II. Richtungskörpers

1) Platner erwähnt, dass, wenn die Geissel erst zum Theil ins Ei eingedrungen ist, derjenige Theil der Geissel, der im Dotter bereits liegt, sich sehr intensiv färbt, diese Färbung aber ganz scharf am Rande des Dotters abschneidet. „Die Gründe dafür dürften hier wohl nur einem Einfluss des veränderten, umgebenden Mediums zuzuschreiben sein."

die Geissel in toto in so schöner Weise gefunden haben, haben wir absichtlich sämmtliche Serien derjenigen Eier, welche auf diesen und zwischen diesen Stadien standen, in dieser Beziehung geprüft. Dabei überzeugten wir uns aber, dass, wenn auch der Spermakopf noch unweit von der Oberfläche lag, und wenn auch die Richtungskörperbildung noch nicht weit vorgeschritten war, was alles wohl dafür sprechen dürfte, dass der Befruchtungsprocess noch nicht lange dauerte, trotzdem (Fig. 2—6, 9, 11 bis 15) die Geissel nicht mehr aufzufinden war. In einzelnen Fällen glaubten wir Theile des Fadens im Dotter wahrzunehmen, aber nur stückweise, und zwar viel blasser, viel weniger intensiv gefärbt. Wir glauben also aus alledem schliessen zu dürfen, dass die Geissel des Samenfadens zwar ins Ei eindringt, dann aber den Zusammenhang mit dem Kopfe des Samenfadens und dessen Verbindungsstück verliert, und, allerdings individuell verschieden schnell, der Resorption seitens des umgebenden Plasmas des Eis anheimfällt.

Nach Platner würde sich die Geissel bei Arion empiricorum noch viel länger als bei der Physe, nämlich bis zum Stadium des Muttersterns der ersten Furchungsspindel, erhalten und erst von da ab sich immer mehr und mehr auflösen und verschwinden; noch länger bei Cymbulia und Tiedemannia, wo sie nach Hertwig erst „während und noch nach der Zweitheilung aufgelöst wird".

Wie wir aus anderen Arbeiten wissen, sind die Schicksale der Geissel sehr variabel. Während sie bei einer ganzen Reihe von Thieren, ebenso wie bei Mollusken (Platner, Hertwig, Garnault), ins Ei eindringt (Böhm Petromyzon, Fick Axolotl), gelangt sie bei anderen überhaupt nicht ins Innere der Eizelle mit dem Spermakopf hinein. Schon hieraus als auch aus ihrem spurlosen Verschwinden können wir erschliessen, dass der Geissel während der wirklichen inneren Befruchtung keine Bedeutung zukommt und dass ihre Rolle mit dem Annähern des Spermakopfs zur Eizelle ausgespielt ist.

Wenn das Spermatozoon mit dem Kopfe voran ins Innere des Eis eindringt, so muss im Augenblicke des Eindringens das Verbindungsstück hinter dem Kern liegen. Dies ist eine für die Befruchtung bei sämmtlichen Thieren allgemein giltige Regel. Nun liegt aber, wie eine ganze Reihe neuerer Arbeiten ergibt,

in dem Verbindungsstück das Centrosoma, welches bei der letzten karyokinetischen Zelltheilung in die Spermatide und aus dieser in den reifen Samenfaden übergegangen ist. Die gegentheiligen Angaben von Fol, Platner, Benda, Cuénot u. a., die das Centrosoma vor dem Spermakern liegen liessen, haben sich als irrthümlich erwiesen. An den Samenfäden der Physe, die wir in der Geschlechtsdrüse, nach der M. Heidenhain'schen Methode gefärbt, untersucht haben, lässt sich nun in der That im helleren, homogenen Verbindungsstück ein dunkel gefärbtes Körperchen wahrnehmen, das wir wohl als Centrosoma aufzufassen berechtigt sind. Wir haben nun an den Präparaten, in denen wir den deutlich kenntlichen Kopf des Spermatozoons nicht weit von der Peripherie liegen sahen, uns bemüht, über die Lage des Centrosoma zum Spermakern näheren Aufschluss zu erhalten. In den meisten Fällen waren unsere Bemühungen erfolglos (in Fällen wie Fig. 2, 6, 7, 9), was dem Umstande zuzuschreiben ist, dass in Haematoxylin-Eisenalaun und anderen Eisensalzen sich zugleich die Dotterkörner intensiv färben, so dass das Präparat von dunklen grösseren und kleineren Körnchen übersät ist[1]); dadurch wäre bei mangelhafter Vorsicht eine Täuschung sehr leicht möglich. Doch haben wir beim Durchmustern der zahlreichen Präparate Fälle aufgefunden, in denen wir thatsächlich wirkliche Centrosomen vor uns haben, worauf das Verhältniss zu der Umgebung deutlich hinweist. Das früheste Stadium haben wir in Fig. 1 vor uns, wo der Spermakopf, der in diesem Falle sehr stark war, mit der Geissel noch durch einen helleren Streifen in Verbindung steht. In diesem helleren Streifen sehen wir einen dunklen Punkt, in der Nähe des Kerns — unzweifelhaft das Centrosoma. In dem Falle Fig. 21 sehen wir zwischen dem Spermakopf und der hier in toto wahrnehmbaren Geissel bereits eine weiter vorgeschrittene Phase: zwei kleine dunkle Körnchen liegen in einem protoplasmatischen Hof, der in äusserst feine Strahlen übergeht; gegen das eine dieser Körnchen zieht von der Geissel noch ein etwas stärkerer Faden. Dass hier an-

1) Ein hellerer Hof, der den vom Samenfadenkopfe zurückgelegten Weg kennzeichnete, oder ein hellerer Hof in der Umgebung des Samenfadenkopfes, wie er bei anderen Thieren vielfach beobachtet wurde, fehlte vollkommen.

statt eines Centrosomas zwei zu finden sind, wird uns nicht auffallend erscheinen, sobald wir den weiteren Gang des Befruchtungsactes kennen lernen werden. Ein dritter Fall schliesslich, wo wir neben dem Spermakopf die Existenz eines kleinen Centrosomas wahrnehmen konnten, ist in Fig. 5 dargestellt, wo gleichfalls neben dem Spermakopf ein Centrosoma mit beginnender Strahlung zu finden ist. Unsere Beobachtungen stimmen also vollkommen mit allen neueren Angaben überein, dass das Sperma-Centrosoma sammt der um dasselbe sich gruppirenden Strahlung an Stelle des Verbindungsstückes des Samenfadens liegt, wie dies Henking für Pterotrachea, Fick für Axolotl, Vejdowsky für Rhynchelmis, Boveri und der eine von uns für Echinodermen und ähnlich andere Autoren angeben.

Wir haben oben gesehen, dass bei der Physe ebenso wie bei allen Thieren der Samenfaden mit dem Kopf voran ins Innere des Eies eindringt und dass das Verbindungsstück mit den Centrosomen erst nachfolgt. Wenn wir nun aber die Fig. 1, 5, 21 betrachten, so sehen wir, dass hier das Centrosoma neben, dann selbst vor dem Spermakopf im Verhältniss zur Mitte des Eis resp. zur karyokinetischen Richtungskörperfigur zu liegen kommt. Wir haben hier also eine typische ganz constante Drehung des Spermakopfs sammt seinem Centrosoma um 180° vor uns, derart, dass das ursprüngliche Hinterende des Kopfes sammt dem Mittelstück resp. Centrosoma und Strahlung nach der Eimitte zu liegen kommt; und dieses Verhältniss zwischen Spermakern und Centrosoma ist für den Fortgang der Wanderung des Spermakerns gegen den Eikern von gröster Bedeutung. Auf diese Umdrehung des ins Ei eingedrungenen Samenfadens haben erst neuere Arbeiten aufmerksam gemacht. So Fick beim Axolotl, Boveri und der eine von uns bei den Echinodermen, Hill bei Echinodermen und Ascidien. Aus Arbeiten, in denen die Verhältnisse der Centrosomen und der Spermastrahlung berücksichtigt worden sind, kann man dies gleichfalls erschliessen, wenn auch die Autoren nicht speciell darauf hinweisen. So glauben wir z. B. aus den schönen Abbildungen Sobotta's[1]) denselben Vor-

1) Hieraus erklärt sich die Angabe Sobotta's: „Man trifft jetzt den Spermatozoenkopf stets mit seiner Längsachse parallel oder schräg zur Eioberfläche, nie radiär, wie man es vermuthen sollte."

gang für den Samenfaden im Ei der Maus herauslesen zu können (Fig. 11a u. b, 12a Taf. IV).

Gewiss liegt in dieser Drehung des Samenfadens, die den Zweck hat, dass das Centrosoma vor den Kern zu liegen kommt, ein für die ganze Thierwelt allgemein giltiges Gesetz vor[1]).

Diese Umdrehung des Samenfadens erklärt sich aus der Tendenz, das Centrosoma aus seiner „unnatürlichen" Lage zu befreien und dasselbe möglichst bald dem protoplasmatischen Centrum der Zelle zu nähern. Dies steht in Einklang mit dem, was wir heutzutage von der Lage der Centrosomen im Zellleibe überhaupt wissen, wo sie stets womöglich das geometrische Centrum der Zelle einnehmen (Leukocyten), insofern die Lage nicht durch Anhäufung von Deutoplasmamassen gestört wird.

Wir haben bereits in der Einleitung darauf aufmerksam gemacht, dass der Samenfaden an jeder beliebigen Stelle ins Ei eingedrungen sein kann, wenn wir seine Lage im Verhältniss zu der karyokinetischen Figur der Richtungskörper beurtheilen, was auch Boveri für Pterotrachea und Phylirrhoë hervorgehoben hat. Wir glauben, dass ein Blick auf die Fig. 1—16 diese Variabilität am besten veranschaulicht; besonders lehrreich sind diejenigen Figuren, in denen neben dem Samenfadenkopfe auch die Geissel im Ei zu sehen ist (Fig. 1, 7, 21). Die Fig. 22 stellt uns sogar einen Fall dar, in dem der Samenfaden gerade an der Stelle eingedrungen sein muss, an der die Ausstossung der Richtungskörper vor sich gehen sollte; und so sehen wir denn den ersten Richtungskörper bereits gebildet, den zweiten

1) Dass hierbei nicht etwa das Centrosoma einfach auf die andere Seite des Spermakopfs rückt, sondern vielmehr die Verbindung zwischen dem Spermakopf und dem Centrosoma unverändert bleibt und eine Umdrehung beider Gebilde zugleich statt hat, hat der eine von uns für die Echinodermen im Einzelnen verfolgen können, ebenso Fick beim Axolotl, wo der Vorgang noch viel auffälliger ist, da der Kopf des Samenfadens sehr lang ist und es während der Umdrehung zur Bildung eines förmlichen Knies zwischen dem Kopf und der Geissel kommt, welche hier längere Zeit ihre Selbständigkeit bewahrt; die Biegungsstelle entspricht dem Verbindungsstück sammt Centrosoma. Aehnliches beschreibt auch Henking für Pyrrhocoris: „Man bemerkt, dass der Kopf des Spermatozoon gewöhnlich eine Biegung gegen den Schwanzfaden erleidet, während das Ganze in den Dotter herabsinkt, und diese Biegungsstelle von Kopf und Schwanz marschirt gewöhnlich voran u. s. w.".

in Bildung begriffen. Der Kopf des Samenfadens scheint gerade auf der Grenze zwischen beiden zu liegen, von da aus geht auch die vielfach geschlängelte Geissel aus. Im I. Richtungskörper liegt ausserdem ein kleiner, schwarzer Punkt in einem etwas durch seine Färbung auffallenden Hofe — es wäre nicht unmöglich, dass das Centrosoma des Samenfadens infolge der eigenthümlichen Lage in den ersten Richtungskörper hineingerathen ist. Es scheint uns nicht ganz wahrscheinlich, dass dieser Fall zum normalen Fortgang der Befruchtung hätte weiter führen können.

2. Der weitere Verlauf der Befruchtung nach Umdrehung des Samenfadens.

Wir haben oben bereits festgestellt, dass um das Centrosoma des Samenfadens ein protoplasmatischer Hof zu sehen ist, der in feine Strahlen übergeht. Wie bei allen Thieren, so wächst auch bei der Physe allmählich die Strahlung bedeutender heran und von nun an hat es keine Schwierigkeiten mehr, in den Präparaten die Strahlung sammt dem Sperma-Centrosoma ausfindig zu machen.

Der Beobachter stösst hier aber sofort auf eine nicht geringe Ueberraschung. Wenn man nämlich von den Serienschnitten diejenigen untersucht, auf denen der Chromatinkopf des Samenfadens sich findet, so sucht man gewöhnlich (wenn die Schnittebene nicht gerade ausnahmsweise günstig gefallen ist) vergeblich nach der dazugehörigen Strahlung sammt dem Centrosoma. Erst auf dem nächsten, viel häufiger aber sogar erst mehrere Schnitte davon entfernt, trifft man auf die achromatische Figur des Samenfadens. Nach einiger Uebung gelingt es leicht, sich hier vor Verwechslungen mit Theilen der achromatischen Figur, die mit der Richtungskörperbildung einhergeht, zu bewahren[1]).

Diese Entfernung der achromatischen Figur von dem Spermakern hat schon Boveri für Mollusken hervorgehoben,

1) In den Zeichnungen haben wir, wie in der Einleitung erwähnt, nur in vereinzelten Fällen die Verhältnisse so dargestellt, wie sie in einem Schnitte liegen, in der Mehrzahl der Fälle haben wir Bilder vor uns, wie wir sie aus einer Reihe von Serienschnitten enträthselt haben. Natürlich musste hierbei die gegenseitige Lage der achromatischen und chromatischen Figur der Richtungskörper und der achromatischen Figur sowie des Kerns des Samenfadens in eine Ebene projicirt wer-

und wir können seine Angaben für Pterotrachea, Phylirrhoë durch die Beobachtungen an der Physe vollauf bestätigen[1]).

Anfangs erscheint die Strahlung, die um das Centrosoma des Samenfadens entsteht (Fig. 5, 21), gering, allmählich zeigt sie aber immer grössere Dimensionen, so z. B. Fig. 15, dann 17, 19, 23. Diese vier Fälle zeigen schon, wie verschieden die Lage der Strahlung im Verhältniss zu der karyokinetischen Richtungskörperfigur sein kann, ferner dass die Entfernung und Ausbildung derselben kein beständiges Verhältniss dazu aufweist, wie weit die Richtungskörperbildung vorgeschritten ist. So zeigt z. B. Fig. 17 eine ganz kleine und wenig weit vorgedrungene Strahlung, obgleich der zweite Richtungskörper sich bereits abgeschnürt hat, während in Fig. 15 die Spermasphäre während des Muttersternstadiums des II. Richtungskörpers viel bedeutender entwickelt ist, ebenso in Fig. 19, wo ausser der Spermastrahlung nur der gegen die Eizelle gerichtete Pol der karyokinetischen Figur des II. Richtungskörpers gezeichnet ist. In Fig. 23 hat bei ungefähr derselben Lage und Entwicklung der Strahlung der Eikern bereits Bläschenform angenommen.

Wir haben die Fig. 15, 17, 19, 23 deswegen zusammengestellt, weil in ihnen die Spermastrahlung einfach ist, sämmtliche Strahlen treffen sich in einem einzigen deutlich intensiv ge-

den, wodurch die sämmtlichen Lageunterschiede bezüglich der Höhe und Tiefe verloren gegangen sein müssen. Doch auch trotzdem, sobald einmal darauf aufmerksam gemacht worden ist, dürften die Zeichnungen verständlich genug sein.

1) Ein ganz ähnlicher Vorgang muss wohl bei Limax bestehen, und hierin mag wohl der Grund sein, dass die Spermastrahlung einem so genauen Forscher wie Mark entgangen ist. „In no case by whatever method treated, was any trace of such a stellate structure in the protoplasm surrounding the male pronucleus to be detected, either in its earlier or later stages, although carefully sought for in all the numerous specimens of this age which have come under my observation“ (p. 221). — In den weiteren Stadien stimmen nämlich (nach Annäherung der Geschlechtskerne) was das allgemeine Bild der achromatischen Figur anbetrifft, die Beobachtungen Mark's mit den unsrigen überein.

Nur auf diese Weise können wir uns auch die Bemerkung Garnault's erklären: „Pas plus chez l'Helix que chez l'Arion je n'ai rencontré de figure radiée protoplasmique distincte autour des pronuclei mâles et femelles, à aucune période de leur évolution“.

färbten Punkt, dem Centrosoma. Betrachten wir aber Fig. 3, 4, 11, 12, 13, 14, 18, so treten uns noch auffallendere Unterschiede entgegen. Wir überzeugen uns, dass die Spermastrahlung ein doppeltes Centrum aufweist. Die ersten Anfänge dieser Art bieten Fig. 18, sodann Fig. 11 dar. Innerhalb der Strahlenfigur liegen sehr nahe bei einander zwei deutliche Centrosomen, zwischen denselben spannt sich eine äusserst kleine, aber deutlich wahrnehmbare Centralspindel aus. In den Fig. 3, 4, 12, 13 haben sich die beiden Centrosomen bereits viel bedeutender entfernt, zwischen ihnen hat sich eine zierliche äusserst charakteristische Centralspindel gebildet und überdies ist das monocentrische Strahlensystem schon ganz deutlich in ein dicentrisches übergegangen. Abgesehen von der Entfernung von der karyokinetischen Richtungskörperfigur ist hier auch die Entfernung zwischen Spermastrahlung und Spermakern eine sehr verschiedene: ziemlich bedeutend in Fig. 11, 4, ist sie in Fällen, wie Fig. 3, 12, 13 selbst auffallend gross. Diese frühere Theilung der Sphäre des Spermakerns lange vor der Annäherung und Vereinigung der Vorkerne hat Vejdowsky bei Rhynchelmis, Brauer bei Branchipus, Rückert bei Cyclops strenuus beobachtet; dort aber lag die getheilte Sphäre in der unmittelbaren Nachbarschaft des Spermakerns. In unserem Falle ist infolge der gleichzeitigen bedeutenden Entfernung der Strahlung vom Spermakern der ganze Vorgang noch viel typischer und auffallender. In neuester Zeit ist ein dem unsrigen Fall ganz ähnliches Verhalten der Strahlung des Samenfadens von O. Meyer für Strongylus tetracanthus und von Mead für Chaetopterus pergamentaceus beschrieben worden, wie überhaupt in den beiden letzteren Fällen bezüglich des Verhaltens der achromatischen Substanzen während der Befruchtung eine grosse Uebereinstimmung mit unserem Objekt herrscht.

Die beiden durch Theilung des einheitlichen Strahlencentrums entstandenen Tochtersphären waren in unserem Falle ganz gleich. Rückert erwähnt für Cyclops strenuus: „Es tritt am Spermakern eine zweite kleinere Attractionssphäre auf.“ „Die zweite Sphäre des Spermakerns geht aus der ersten hervor und zwar durch knospenartige Abschnürung ihres einen Endes.“ Erst allmählich zeigen bei Cyclops die Sphären „so ziemlich die gleiche Grösse“.

In diesen Stadien fängt nun der Spermakern, der bis dahin in der Regel ganz homogen erschien, an, plötzlich aufzuquellen. Wenn wir einen Blick auf Figuren, wie die Fig. 14, 16, 20 werfen, so sehen wir den Spermakern bereits deutlich bläschenförmig, vor ihm sehen wir seine Strahlung, in der Mitte zwei deutliche, in den hier abgebildeten Fällen ziemlich nahe gelegene, Centrosomen. Die Lage zur karyokinetischen Figur des Eis ist wieder sehr verschieden. Was uns aber an diesen Präparaten besonders auffällt, ist, dass die Entfernung zwischen Spermakern und dem Centrum seiner Strahlung eine viel geringere geworden ist. Offenbar musste hier der Spermakern der Strahlung wieder näher gebracht worden sein, denn durch die blosse Aufquellung kann diese Lageänderung nicht erklärt werden. Auf diese Lageveränderung des Kerns kommen wir unten noch näher zu sprechen.

Unter Vorangehen einer einfachen oder doppelten Strahlung nähert sich also der Spermakern dem Eikern, der an der Stelle, wo die Richtungskörper ausgestossen wurden, liegen geblieben ist[1]). Je nachdem wir es mit einem einfachen oder doppelten Strahlensystem zu thun haben, je nach dem Quellungsgrade des Ei- und Spermakerns, je nach der ursprünglichen gegenseitigen Lage der Geschlechtskerne haben wir nun in diesem Stadium ein sehr verschiedenes Bild, von dem die wenigen hier dargestellten Figuren (Fig. 24, 25, 26, 27 u. 28) nur annähernd einen Begriff geben können. Wir sehen also, dass hier die Natur nicht ausschliesslich auf einem streng begrenzten Wege, sondern in den Einzelheiten vielfach wechselnd zu ihrem Hauptziel gelangen kann.

3. Entstehung der Strahlenfigur des Samenfadens.

Nach Eindringen des Samenfadens ins Innere des Eis entsteht eine neue dem Ei ursprünglich fremde Strahlenfigur. Während nämlich für die zur Richtungskörperbildung zugehörigen

1) Garnault giebt für den Spermakern bei Helix und Arion an: „Le pronucleus se déplace suivant un méridien, tout en restant dans les couches superficielles de l'oeuf". Wir können diese Beobachtung für die Physe nicht bestätigen, denn hier findet eine Fortbewegung des Spermakerns, ebenso wie seiner Strahlung durch die Mitte des Zellleibes statt.

Strahlen keine andere Art der Entstehung angenommen zu werden braucht und kann, wie bei jeder mitotischen Theilung, findet die Strahlung, welche vor dem Spermakern erscheint und demselben in seiner Wanderung gegen den Eikern vorangeht, in der ganzen Mitose kein Analogon. Wir sehen hier plötzlich eine neue Strahlung auftreten, die aber eine morphologische Aehnlichkeit mit den Strahlungen an den Polen der karyokinetischen Figur, falls dieselben sehr gut entwickelt sind, nicht verkennen lässt. Auch hier sammeln sich die Strahlen alle in einem Punkte, dem Centrosoma, eventuell in zwei Centrosomen. Alle Strahlen zugleich bilden eine förmliche Strahlensonne, eine Strahlenkugel, (Arrhenoid Henking, Periplast Vejdowsky), auf Durchschnitten einen Strahlenkranz, und insofern die Lage der Centrosomen es gestattet, erscheinen alle Strahlen von gleicher Länge. Und da hier der Kern von seiner Strahlung weit entfernt ist, so fällt anfangs von dieser Strahlensonne überhaupt kein Abschnitt aus, wie dies in den Fällen geschehen muss, wo der Spermakern dem Centrum der Strahlung genähert liegt. Die um das Spermacentrosoma sich gruppirenden Radien sind wirkliche protoplasmatische Fibrillen, die sich intensiv färben. Die Strahlung rührt nicht etwa nur von einer strahlenförmigen Anordnung der Dotterkörner her, wenn auch dadurch, dass dieselben sich in den interfilaren (interradiären) Räumen aufstellen, die Strahlenfigur noch mehr hervorgehoben wird. Grössere Dottermassen finden dabei nur in den grösseren interfilaren Räumen, gegen die Zelloberfläche Platz; in nächster Nachbarschaft des Centrosomas, wo die protoplasmatischen Radien sehr nahe bei einander liegen, finden sie keinen Platz und müssen nach der Peripherie ausweichen, was namentlich in den Fällen, wo das Protoplasma starke Vacuolen aufweist, besonders auffällt. Dieses Verhalten der grossen Dotterkörner und ihre interfilare Lage weisen in sehr charakteristischer Weise die befruchteten Eier von Cyclops strenuus, die Rückert untersucht hat, auf. Seine Figuren sind ein typisches Beispiel für unsere Auseinandersetzungen.

Für die Herkunft dieser Strahlen kommen bloss zwei Möglichkeiten in Betracht: sie stammen entweder aus dem ins Ei eindringenden Samenfaden oder aus dem Protoplasmaleib der Eizelle. Diesen Punkt betreffende Angaben in der Literatur sind bisher spärlich. In älteren Arbeiten wird nur davon gesprochen,

dass diese Strahlen „entstehen", „sich bilden", einige geben an, dass unter Einfluss des eingedrungenen Samenfadens das Protoplasma des Eis sich strahlenförmig anordnet u. ä. Erst Vejdowsky[1]), Henking[2]) und Fick[3]) leiten dieselbe vom Samenfaden her, ähnlich Wilson und Mathews, Hill sowie andere neuere Autoren.

Der eine von uns hat bereits bei Besprechung des Befruchtungsvorgangs bei den Echinodermen sich im wesentlichen der Ansicht dieser Autoren angeschlossen. Die Beobachtungen an der Physe sind nur im Stande, uns in dieser Auffassung zu bekräftigen. Wenn wir solche Bilder, wie Fig. 1, dann Fig. 5 und Fig. 21 u. s. w. betrachten, so finden wir die einfachste, ja wohl überhaupt nur die einzig mögliche Erklärung für die Entstehung der Strahlung, wenn wir annehmen, dass die ersten Anfänge der Strahlen, welche um das Spermacentrosoma entstehen, dem Verbindungsstück entstammen, welches der Samenfaden ins Ei mit sich einführt. Das Verbindungsstück können wir recht wohl als condensirtes, auf einem kleinen Stück comprimirtes Protoplasma auffassen, das bei der letzten karyokinetischen Theilung der Spermatocyte die achromatische Figur bildete und dann in die Spermatide, schliesslich durch deren Umwandlung in den Samenfaden übergegangen ist[4]).

1) Vejdowsky fasst die Strahlenfigur des Samenfadens (Periplast) als „ein selbständiges vom Spermocytoplasma herrührendes Gebilde" auf. „Der Periplast selbst ist der umgewandelte Schwanz, oder wenn man will, ein Theil desselben."

2) Henking beschreibt, es entstehe aus dem Verbindungsstück zunächst „ein heller Schleim, welcher eine Strahlung im umgebenden Protoplasma veranlasst" (Arrhenoid).

3) Fick: „Ich hingegen glaube, dass der überwiegende Theil der ganzen Strahlung dem Verbindungsstück entstammt, dass sich allerdings diese Strahlung mit den Protoplasmafäden der Eizelle in Verbindung setzt, die sich ja auch strahlig anordnen. Wo freilich die Grenze zwischen beiden ist, vermag ich nicht anzugeben".

4) Henking: „Im reifenden Samenfaden von Pyrrhocoris findet sich an der Grenze von Kopf und Schwanz, ausser dem allgemeinen protoplasmatischen Ueberzuge noch der Ansatzpunkt des Nebenkerns und das Mitosoma. Nebenkern und Mitosoma sind Abkömmlinge der bei der letzten Theilung der Spermatocyten auftretenden Verbindungsfäden. . . . Also Nebenkern und Mitosoma haben die Fähigkeit, eine reiche Strahlenbildung zu erregen."

Die bei der letzten Karyokinese der Spermatocyten auftretende achromatische Figur muss aber von demselben Standpunkt beurtheilt werden, wie bei jeder Karyokinese. D. h. wir können auch hier annehmen, dass die achromatische Figur, die während der Karyokinese mit solcher Deutlichkeit auftritt, nur eine Verdeutlichung derjenigen protoplasmatischen Structur ist, die das Protoplasma der Zelle ständig aufweist; nur dass im sog. Ruhezustande der Zelle diese Structur infolge der besonderen physiologischen Zustände, in der Mehrzahl der Zellen infolge der Ansammlung von deutoplasmatischen Massen, sodann wahrscheinlich dadurch, dass die protoplasmatischen Fäden unter einander in netzförmige Verbindung treten, dieselbe verdeckt und verwischt wird. Bei Zellen aber mit am wenigsten modificirten, am wenigsten differenzirten Zellleib, den Leukocyten, ist diese fibrilläre Structur des Protoplasmas ständig aufzufinden. Für andere Zellen lässt es sich aber feststellen, dass sie mit dieser Structur ins Ruhestadium übergehen und von ihr als Basis wiederum bei der nächsten Mitose ihren Ausgang nehmen. Für diese um das Centrosoma sich gruppirenden Radien hat nun M. Heidenhain sein bekanntes Gesetz der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien aufgestellt und auf Grund dieses Gesetzes den Mechanismus der Karyokinese unserem Verständniss näher gebracht. Wir glauben nun, dass ebenso wie für jede achromatische Figur, mit der eine Tochterzelle ins Ruhestadium übergeht, so auch für diejenige der Spermatide und dann des Samenfadens dieses Gesetz der Identität der Länge der organischen Radien seine Geltung hat. Denn wir dürfen recht wohl annehmen, dass die achromatischen Protoplasmafäden, die am Ende der letzten Mitose um das Centrosoma strahlenförmig gruppirt waren, diese typische Structur auch beibehalten haben, nachdem sie in den reifen Samenfaden übergegangen sind. Wir hätten hier also im Grunde genommen „eine sehr vollständige bleibende Centrirung des Cytomitoms gegen das Mikrocentrum hin“. Gegen diese Annahme einer typisch radiären Anordnung des Protoplasma könnte das homogene Aussehen des Verbindungsfadens sprechen, aber es ist wohl nicht zu verkennen, dass durch die starke Condensation an einer Stelle die fibrilläre Structur nicht nur verwischt sein, sondern auch, dass infolge der verschiedenen physikalischen

Verhältnisse auch das Verhalten den Farbstoffen gegenüber ein anderes geworden sein kann. Die protoplasmatischen Radien wären hier ebenso wenig zu sehen, wie etwa die Chromosomen im Spermakopfe. Ein Beispiel aber, wie die radiäre Protoplasmastructur infolge der geänderten physikalischen Verhältnisse sich unseren Blicken unkenntlich machen kann, bieten, glauben wir, auch die aus dem Ei ausgestossenen Richtungskörper. Wir haben oben bereits angegeben, dass in die Richtungskörper eine vollkommene Polstrahlung sowie eine Centralspindelhälfte übergeht. Die Strahlung ist bis zur Abschnürung des Richtungskörpers deutlich, wenn auch geschwächt, nach vollendeter Abschnürung verschwindet sie aber vollkommen, so dass der Richtungskörper beinahe vollständig homogen erscheint, obgleich er eine fast rein protoplasmatische Zelle ist, und die Structur nicht etwa durch deutoplasmatische Massen verdeckt wird. Wir glauben aber, dass, wenn man die Präparate des ins Ei eingedrungenen Samenfadens beobachtet, wenn man dabei sieht, wie an der Stelle des Verbindungsstücks zunächst eine different sich verhaltende Protoplasmamasse, „ein heller Schleim", wie sich Henking ausdrückt, entsteht, wie daraus dann plötzlich eine Strahlensonne entsteht, „wie eine Rakete plötzlich ausgestossen wird" (Fick), so wird man sich der Annahme nicht entziehen können, dass hier das condensirte, strahlig um das Centrosoma gruppirte Protoplasma des Verbindungsstücks allmählich aufquillt und seine ursprüngliche Form und Anordnung wiedergewinnt. Wenn wir diese Entstehungsweise nicht annehmen und die Entstehung der Strahlung aus einer „Reaction des Eiprotoplasmas auf den eingedrungenen Fremdkörper" erklären wollen, so müssen wir angesichts der Thatsache, dass die Strahlen nicht um den ganzen eingedrungenen Samenfaden sich gruppiren, sondern alle in dessen Centrosoma als Mittelpunkt zusammentreffen, zu viel gewagteren und viel schwieriger verständlichen Hypothesen unsere Zuflucht nehmen. Wir müssten nämlich einen Vorgang voraussetzen, wie er von manchen Autoren sowohl für den Befruchtungsact als auch für die Karyokinese überhaupt angenommen wird, einen „Reiz", eine Activität, eine „Attraction", eine unmittelbare „Action" des Centrosoma auf das Eiprotoplasma, mit einem Worte das, was M. Heidenhain als „materielle

Herrschaft des Centrosomen" definirt[1]). — Dass die Bilder, welche man im befruchteten Ei bemerkt, zur Annahme eines solchen direkten „Reizes" verlocken können, mag nicht bestritten werden, aber wir glauben mit M. Heidenhain, dass diese Annahme im Grunde genommen nichts erklärt, und dass sie uns das Verständniss des Mechanismus der Karyokinese in keiner Weise näher bringt, sich auf die Mechanik der Mitose angewandt als unzureichend herausstellt und daher fallen gelassen werden muss.

Für uns sind auch während der Befruchtung die Centrosomen gleichfalls nur „Insertionsmittelpunkte der organischen Radien".

Wenn wir nun aber die ganze Kugel der um ihr Centrosoma als Insertionsmittelpunkt angeordneten Strahlen vom Verbindungsstück des Samenfadens ableiten, so denken wir nur an die allerersten Anfänge der Strahlen. Diese Strahlen kommen dann sogleich mit dem Eiprotoplasma in Berührung, welches sie

1) Hermann nennt das Centrosoma einfach „actives Organ", „dynamisches Centrum".

Häcker: „Die strahlige Anordnung des Zell- und Kernplasmas und die damit verbundene radiäre Anordnung der freibeweglichen inneren geformten Plasmaprodukte würde mindestens während der Spindelbildung der beständig wechselnde Ausdruck der unmittelbaren Action des Centrosomas auf das Protoplasma sein."

Boveri: „Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraction aus derart, dass es um sich selbst als Centrum diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel contrahirt."

Henking: „Die Strahlungen gehen von einem Orte aus, der irgendwie einen Reiz ausüben muss. Welcher Art dieser Reiz ist, ob chemische Umwandlungen mit gleichzeitigen Strömungen ihn hervorrufen (wie es das Wahrscheinlichste ist) oder etwas anderes . . ."

„Jedenfalls sind die Strahlungen nur das äussere Bild für einen uns unbekannten Vorgang und man kann die relative Ausdehnung der Plasmastrahlen recht wohl als Maassstab für die Grösse des ‚Reizes' annehmen" . . . .

Prénant: „Je crois que le centrosome domine dans la sphère attractive, dans le système irradié et même dans toute la cellule. Quant à dire de quelle façon, je pense que dans l'état présent de la science, cela est bien difficile" . . . .

„. . . . il n'est pas possible d'invoquer la mise en jeu exclusive d'une attraction et l'existence, dans tous les cas, d'une sphère attractive. Car il y a des faits qui ne peuvent s'expliquer que par une répulsion et où la sphère attractive deviendrait sphère repulsive."

rasch assimiliren und auf seine Kosten weiterwachsen, grösstentheils sogar direkt sich mit dem Protoplasmanetz der Eizelle in Verbindung setzen, so dass, wenn die Strahlensonne bedeutender angewachsen ist, sie stofflich zum allergrössten Theile aus dem assimilirten Eiprotoplasma bestehen dürften[1]).

Wenn wir nun das um das Spermacentrosoma angesammelte Strahlensystem beobachten, namentlich auf den Präparaten, wo die Strahlen mit der zu den Richtungskörpern zugehörigen Strahlung nicht in Conflikt gerathen sind, so kann es uns nicht entgehen, dass die Strahlen unter einander alle gleich lang und, soweit es sich beurtheilen lässt, gleich stark sind; wir glauben also, dass hier die Annahme der gleichen Länge der im Insertionsmittelpunkt, dem Centrosoma, sich treffenden Radien in schönster Weise verwirklicht ist. Diese Thatsache steht im schönsten Einklange mit der Annahme, die wir machen mussten, dass die im Verbindungsstück enthaltenen Protoplasmastrahlen alle unter einander gewissermaassen „in potentia" gleich sind. Sie sind gleich sowohl morphologisch, als auch physiologisch, d. h. sie sind alle gleich lebensfähig, vermögen alle mit derselben Energie die gleiche Masse des Eiprotoplasma zu assimiliren, so dass sie alle gleich stark und gleich lang sind, oder vielmehr nach der gleichen Länge streben; und daraus erklärt sich das nach allen Dimensionen gleichmässige Wachsthum der Strahlensonne. Diesen Strahlen glauben wir auch die Hauptbedeutung bei der Vorwärtsbewegung der ganzen Strahlensonne des Samenfadens sammt seinem Kern gegen das Eicentrosoma hin (das ja in unmittelbarer Nähe des Eikerns seine Lage haben muss) zuschreiben zu müssen[2]). Die Strahlen sind, das können und dürfen wir annehmen,

1) Diese Ansicht hat der eine von uns bereits für die Echinodermen vertreten. Für die weitere Entwicklung der Strahlen stimmt unsere Auffassung auch mit derjenigen Reinke's überein: „Nach Eintritt des Spermakopfes und der Bildung dessen Centrenstrahlung kann man auf's sicherste den Nachweis liefern, dass diese Strahlung sich aus der körnigen Pseudo-Waben-Struktur allmählich herausbildet und umgekehrt später wieder in dieselbe sich umgestaltet." In ähnlichem Sinne spricht sich Wilson aus.

2) M. Heidenhain sagt: „Wenn überhaupt Zellen, die ein contractiles Cytomitom zeigen, gesetzmässige Bewegungen ihres Inhalts erkennen lassen, dann muss auch die Anordnung der Zellfäden, sofern an sie die bewegenden Kräfte gebunden sind, nach Ursprung und

contractil — sie sind also gleichsam contractile Fühler, die in dem Zellleib des Eies ausgestreckt sind, und vermöge deren die ganze achromatische Figur des Samenfadens nach ihrem Bestimmungsort fortbewegt, geradezu hingezogen wird. Der Weg, den die Figur durchzumachen hat, ist ihr durch die Vertheilung des protoplasmatischen Fadengerüstes der Eizelle vorgeschrieben. Dasselbe ist auf das Eicentrosoma centrirt; das Eicentrosoma ist der Gleichgewichtspunkt, das morphologische Centrum der Eizelle, das aber gerade bei der Eizelle wegen grosser Anhäufung von Deutoplasmamassen keineswegs mit der Mitte des ganzen Zellleibes zusammenzufallen braucht. Durch die Einführung des Sperma-Centrosoma sammt seiner Strahlenfigur ist ein zweites, neues, der Eizelle ursprünglich fremdes Centrum entstanden, das aber erst dann zu einem wirklichen Centrum werden kann, wenn es alle Strahlen der Eizelle vom Eicentrosoma ab und auf sich durch Assimilation zugewendet hat, mit einem Wort, wenn es die Stelle des Eicentrosoma eingenommen hat. Auf welche Weise dies geschieht, werden wir erst im nächsten Capitel näher sehen können. Die ganze Fortbewegung der Strahlung des Samenfadens erklärt sich aus der Tendenz der Spermastrahlung, das Gleichgewichtscentrum der organischen Radien der Zelle einzunehmen, aus der Tendenz, einen Zustand herzustellen, wo „die gegenseitige Lage von Kern und Centralkörper einer Aequilibrirung der contractilen Kräfte des Protoplasma entspricht".

Die Lageveränderungen, welche der Kopf (Kern) des Samenfadens durchmacht, sind unserer Auffassung nach rein passiv und dürften sich aus der Annahme erklären, dass der Zusammenhang zwischen dem Spermakopf und der aus dem Verbindungsstück hervorgegangenen Strahlung niemals aufgehoben wurde, die Strahlen vielmehr trotz der Dehnung infolge der Entfernung der Strahlenfigur (in unserem Falle sehr bedeutend!) mit dem Kopfe in organischem Zusammenhange geblieben sind und denselben sodann (wie dies aus Fig. 14, 16, 20, 25—28 ersichtlich ist) dem Strahlencentrum wieder nähern. Strahlen, die von dem Spermacentrosoma gegen den Spermakern ziehen, sind stets wahrzunehmen und wir haben dieselben direkt bis

Insertion oder Verbindungsweise bestimmt sein." Dies trifft für das befruchtete Ei in vollem Maasse zu.

zum Chromatinkern verfolgen können, wenn auch meist wegen der starken Körnelung des Plasma eine absolute Sicherheit in dieser Beziehung nicht zu erlangen ist[1]).

Wenn Reinke sagt: „Die Mechanik der Fortbewegung des Spermakerns und seiner Strahlung nach dem Eintritt ins Ei, die Ausbildung dieser Strahlung, sowie die schliessliche mehr oder weniger centrirte Einstellung des Furchungskerns und dessen die ganze Substanz des Eis durchsetzende Sphärenstrahlung nebst der damit verbundenen „inneren Theilung" des Eies, spotten mehr oder weniger jeder mechanischen Erklärung"[2]), so können wir dem nur theilweise beistimmen.

Wir glauben, dass wir zur Erklärung des Mechanismus im befruchteten Ei zu keinen besonderen Hypothesen unsere Zuflucht zu nehmen brauchen und keine anderen Kräfte vorauszusetzen brauchen, als die, welche wir für den viel allgemeiner verbreiteten Process der Mitose, sowie für die Structurverhältnisse der Zelle überhaupt kennen oder vielmehr kennen zu lernen suchen, und dass auch für die Befruchtung der Satz sich bewahrheiten wird: „Es ist die gegenseitige Lage von Mikrocentrum, Kern und Zellsubstanz das Resultat der Wirkungsweise der bewegenden Kräfte, die allein vom Zellprotoplasma ausgehen" (M. Heidenhain).

4. Annäherung der Geschlechtskerne. Verhalten der Strahlung des Spermakerns zur Strahlung des Eikerns.

Wir haben die Betrachtung des Befruchtungsprocesses durch einige theoretische Erwägungen, die sich an die ersten Stadien knüpften, an der Stelle unterbrochen, wo der zu einem Bläschen

---

1) Boveri erwähnt bei den Echinodermen „einige stärkere Strahlen, die gegen den Spermakern hinziehen und wahrscheinlich die Aufgabe haben, denselben bei der centripetalen Wanderung des Centrosoma nachzuschleppen".

Ebenso macht Sobotta darauf aufmerksam, dass bei der Maus, zwischen dem Kopf des Samenfadens und zwischen dem ziemlich weit entfernten Centrosoma „äusserst feine Fäden zu verlaufen schienen".

2) Reinke's rein theoretischer Erklärungsversuch befriedigt uns nicht, derselbe dürfte in seiner ausführlichen Publikation eine eingehende Besprechung erfahren, weshalb wir vorläufig auf denselben nicht eingehen.

angeschwollene Spermakern von seiner, nunmehr nicht weit entfernten, Strahlung gegen den Eikern, oder, richtiger gesagt, gegen das Centrum der protoplasmatischen Strahlung der Eizelle hingezogen wird. Dass Sperma- und Eikern einander genähert werden, ist nur eine Folge der Vorgänge, welche sich lediglich im Eizellleibe zwischen der Spermastrahlung und dem Eiprotoplasma abspielen. Der Eikern kann sich zu dieser Zeit auf sehr verschiedener Umbildungsstufe befinden. Es kann die Ausstossung der Richtungskörper noch nicht abgeschlossen sein (vgl. Fig. 14, 16, 20) oder aber er kann gleichfalls bereits in das Bläschenstadium übergegangen sein (Fig. 23—28).

Wenn die beiden Kerne einmal bereits die Bläschenform angenommen haben, so wachsen sie ziemlich gleichmässig, sie blähen sich immer mehr auf, sind aber längere Zeit hindurch (vgl. Fig. 14, 16, 20, 23—28) nicht kugelig, mit glatter Oberfläche, sondern höckrig, bucklig, vollkommen lappig. Im Augenblicke der Annäherung der beiden Kerne sind beide schon grosse und zwar gleichmässig grosse Bläschen. Wir können in dieser Beziehung die Beobachtungen Boveri's, Mark's u. a. Autoren vollkommen bestätigen, entgegen den Bemerkungen Platner's, der die beiden Vorkerne sich verschieden verhalten lässt und aus dem Eikern eine grössere Anzahl, aus dem Spermakern dagegen nur 2 Karyosomen (wohl gleichbedeutend mit Chromosomen) entstehen lässt. Ueberhaupt scheint mir Platner in vielen Punkten den Befruchtungsvorgang bei Arion empiricorum missdeutet zu haben, so sehr weichen seine Erklärungen der Bilder — nicht die Bilder selbst, die sich recht wohl mit anderen Beobachtungen vereinigen lassen —, von den Beschreibungen anderer Autoren an sehr nahe verwandten Pulmonaten ab[1]).

1) Garnault sagt bereits: „On voit combien mes observations diffèrent des celles de Platner, chez l'Arion empiricorum qui restent pour moi inexplicables. Mes recherches concordent très-bien avec celles de Mark, à qui je dois rendre cette justice qu'il a vu tout ce qui était possible de voir étant donné l'état de la science a cette époque et l'insuffisance de ces réactifs". Diese Abweichung betrifft vor allem das Verhalten der Kerne, die achromatische Figur würde sich, wie wir wiederum mehr aus den Zeichnungen, als aus der Beschreibung entnehmen, ganz gut mit den Beobachtungen anderer Autoren und den unsrigen vereinigen lassen. — Dass übrigens auch bei Arion der Verlauf der Bildung der beiden Geschlechtskerne ein analoger

Im Augenblicke der Annäherung des Spermakerns an den Eikern, der in seiner Lage an der Oberfläche, an der Abschnürungsstelle der Richtungskörper verbleibt[1]), erreichen die beiden Kernbläschen keineswegs ihr Höhestadium, vielmehr wachsen die Kerne noch längere Zeit und zwar zu bedeutenden Dimensionen heran (vgl. Fig. 30—34). Eine Verschmelzung, also die Bildung eines Furchungskerns, tritt nicht ein, vielmehr erhalten sich beide Kerne selbständig, so innig sie sich auch berühren mögen (cf. Mark, Boveri, Garnault u. a.); eine Erscheinung, die für zahlreiche Thiergruppen bekannt ist (vgl. Boveri, Sobotta, Oppel, Rückert u. v. a.).

Wir haben nun oben bereits gesehen, dass dem Spermakern entweder eine einfache oder eine doppelte Strahlung vorangeht, und wir haben je nach dem ein oder zwei Centrosomen, in welch' letzterem Falle sie mehr oder weniger weit von einander entfernt sind und eine grössere oder kleinere, aber stets deutliche Centralspindel zwischen sich aufweisen.

Wir haben bisher diese zum Spermakern zugehörige Strahlung für sich allein betrachtet, ohne aber dabei ihr Verhältniss zu der Strahlung des Eikerns mit in Betracht zu ziehen. Letztere kann aber, das wissen wir schon, in einer sehr verschiedenen Entwicklungsphase sein.

Wir wollen den einfachsten Fall zum Ausgangspunkt für unsere Betrachtung wählen. Nehmen wir an, die zum Spermakern zugehörige Strahlung hätte längere Zeit an der Peripherie verweilt, so dass unterdessen die Ausstossung der beiden Richtungskörper sich beinahe vollständig vollzogen hat (beispielweise wie Fig. 4, 17, oder 11). Die Strahlensonne des Samenfadens braucht absolut mit den Strahlen der Eizelle nicht zu collidiren,

sein dürfte, schliessen wir z. B. aus Platner's Fig. 20 (Taf. VI). Wir glauben, dass da ein Stadium vorliegt, das unserer Fig. 33a entspricht und nicht ein abnormer Fall, wie Platner meint, wo durch Theilung der Furchungsspindel zwei Furchungskerne gebildet wurden, die Furchung des Eis vorerst aber noch unterblieben ist.

1) Bei Succinea Pfeifferi (Bütschli), Arion empiricorum (Platner) bei Cymbulia und Tiedemannia (Hertwig) bleibt der Eikern an der Peripherie liegen, und gegen ihn rückt der Spermakern hinauf, ähnlich nach Fol bei Pterotrachea; das gleiche für ihre Objekte geben an: Trinchese, Mark, Conklin, Garnault.

da sie da gelegen ist, wo diese Strahlen sich im Protoplasmanetz der Eizelle verlieren. Nach bereits vollzogener Richtungskörperausstossung nehmen die Strahlen um das in der Eizelle verbleibende Centrosoma allmählich an Umfang und Intensität ab, die Spermastrahlung rückt unterdessen, an Umfang zunehmend, gegen den Eikern hinauf und stellt Bilder dar, wie sie uns Fig. 23, 24, 25, 28 zeigen; das Bild kann eine Aenderung dadurch erfahren, dass der Spermakern mit seiner Strahlung nicht von der Zellmitte gegen den Eikern vorrückt, sondern in Folge dessen, dass der Samenfaden sehr nahe der Stelle, wo die Richtungskörper ausgestossen werden sollten, eingedrungen ist, sich ihm von der Seite nähert (vgl. Fig. 27, die Färbung des Präparates war keine ganz befriedigende — das Centrum der Strahlung ist verschwommen).

Bereits etwas complicirter stellen sich diejenigen Fälle dar, wo die mächtige um das Eicentrosoma angesammelte Strahlung noch nicht Zeit hatte, sich rückzubilden. Wenn wir die Serienschnitte eines derartigen Eies der Reihe nach durchmustern, so können wir die auf das Ei-Centrosoma centrirte Strahlung noch deutlich wahrnehmen. Die Strahlung vor dem Spermakern ist dann in der Mitte des Eizellleibes zwar bereits weiter entwickelt, vermag aber die peripheren Theile des Eizellleibes erst allmählich unter ihre Botmässigkeit zu bringen: es resultirt daraus das auf einzelnen Schnitten nur theilweise zum Ausdruck kommende, im Reconstructionsbilde dagegen erst ganz deutliche, der Wirklichkeit entsprechende Bild, wie wir es beispielweise in Fig. 26 sehen. Es durchziehen die Zelle zwei Strahlensysteme, die auf die beiden Insertionscentren gerichtet sind. Doch je mehr die beiden Centra einander genähert sind, das heisst, je näher die beiden Strahlungen gerückt sind, desto mehr sieht man die Spermastrahlung überwiegen und die Eikernstrahlung ersetzen.

Diesen Process können wir uns nur dadurch erklären, dass die Spermastrahlen die protoplasmatischen Strahlen der Eizelle immer weiter assimiliren; sie bemächtigen sich ihrer schliesslich vollkommen, so dass von der ganzen Eikernstrahlung nur ein kümmerlicher Ueberrest in der Form eines Strahlenbündels in der Nähe des Eikerns zurückbleibt und zwar nur eine zeitlang,

später schwindet auch dieses, und die Spermastrahlung beherrscht nunmehr einzig und allein die ganze Zelle.

Hier drängt sich uns nun in Anbetracht aller neuen Arbeiten über Befruchtung und in Anbetracht der zahlreichen aufgetauchten Controversen vor allem die Frage auf, was mit dem Centrosoma des Eies geworden ist. Dasselbe war während der Ausstossung der Richtungskörper mit der grössten Deutlichkeit zu sehen. Auch nach vollendeter Ausstossung (Fig. 17) sehen wir es deutlich im Centrum der Strahlung. Es liegt nahe an der Chromatinfigur. Später aber, wenn der Kern sich zu einem Bläschen umzuformen beginnt, ist dasselbe, wie übrigens gewöhnlich in den Metaphasen und Telophasen der Karyokinese, nicht mehr wahrzunehmen; dass es aber trotzdem vorhanden ist, schliessen wir daraus, dass das Strahlenbündel immer deutlich gegen einen Punkt convergirt, nur wird derselbe von dem sich aufblähenden Eikern verdeckt (Fig. 24—28). Wie wir oben erwähnten erscheint der Kern nach einiger Zeit lappig, höckrig, vielfach eingebuchtet, in einer dieser Buchten scheint eben das Centrosoma zu liegen, denn die Strahlen gehen da aus der Tiefe hervor[1]). Es ist bei diesem Sachverhalt nicht zu verwundern, wenn das Centrosoma unseren Blicken entzogen ist. In späten Phasen schwindet nun aber die letzte Spur einer Eikernstrahlung (Fig. 30 u. s. w.) und die Spermastrahlung (gewöhnlich schon doppelt) beherrscht allein den ganzen Zellleib; die Strahlung lagert sich dann zu beiden Seiten der aneinanderliegenden Geschlechtskerne, die Centrosomen in ihrer Mitte stammen, wie mit voller Bestimmtheit verfolgt werden kann, lediglich vom Samenfaden ab, Fig. 30—32 a und b. Diese Strahlung ist es einzig und allein, welche von jetzt ab thätig ist. Wir glauben, dass zu der Zeit das Centrosoma des Eies spurlos verschwunden ist und zwar aus folgenden Gründen: Das Eicentrosoma war in der Eizelle der Mittelpunkt des protoplasmatischen Fadengerüsts der Zelle — auch während der Richtungskörperausstossung war dasselbe (resp.

1) Den Rest des Strahlenbündels sammt dem Centrosoma finden wir nur selten an der Stelle, an der er letzthin (wie in Fig. 17) lag, sehr oft sehen wir ihn etwas zur Seite verschoben. Diese Thatsache dürfte vielleicht eine Erklärung in analogen Vorgängen finden, welche nach jeder Mitose während der Telokinese (M. Heidenhain) stattfinden.

die aus ihm hervorgegangenen Theilhälften) Insertionspunkt für die in Thätigkeit begriffenen Fäden und ist als solches auch nach vollzogener Richtungskörperausstossung in die reife Eizelle übergegangen. Solange die Strahlung besteht, behält das Centrosoma diese Rolle bei, allmählich aber werden die Strahlen an Umfang und Zahl immer geringer dadurch, dass sie nach Beendigung ihrer Mission von der Spermastrahlung assimilirt werden, bis sie endlich überhaupt schwinden. Was für eine Bedeutung hat in diesem Augenblick das Eicentrosoma? Es stellt für das, jetzt auf die Spermacentrosomen centrirte Protoplasma der Eizelle einen bedeutungslosen Körper, geradezu einen „Fremdkörper" dar. Von jetzt an hat es keine Bedeutung mehr, ist morphologisch gar nicht nachzuweisen[1]; von dem Augenblicke ab sind seine Schicksale ganz gleichgültig; wahrscheinlich wird es vom Zellprotoplasma resorbirt, es könnte auch infolge der nahen Nachbarschaft in eine Bucht des Kerns und dann ins Kerninnere[2] eingeschlossen werden. Für die bisher beobachteten Objekte lässt sich dies nicht mit Bestimmtheit behaupten, doch wird vielleicht bei hierauf speciell gerichteter Aufmerksamkeit sich ein günstigeres Objekt zur Entscheidung dieser letzten Frage noch finden. In diesem Sinne nur haben für uns die Worte Boveris Geltung: „Centrosoma ist ein dem Untergang bestimmtes Organ, welches bei der Entwicklung gar keine Rolle spielt".

In dieser Auffassung des Verhältnisses der Spermastrahlung zur Eikernstrahlung werden wir auch durch complicirtere Fälle, welche der so mannigfach wechselnde Process der Befruchtung bei der Physe darbietet, bekräftigt. Wir haben namentlich bisher nur den einfacheren Fall genommen, dass die Spermastrahlung sich langsam entwickelt und dann erst gegen das Centrum

1) Die Degeneration des Ei-Centrosoma (inneren Polkörperchens der zweiten Richtungsspindel) hat auch Mead bei Chaetopterus pergamentaceus mit Sicherheit festgestellt.

2) Wir möchten aber diesem Umstand keine principielle Bedeutung zuschreiben, wie überhaupt die ursprüngliche Zugehörigkeit des Centrosomen zum Kern oder zum Protoplasma absolut nicht die Bedeutung besitzt, wie ihr ursprünglich zugeschrieben wurde. Vergl. die diesbezüglichen Anschauungen bei M. Heidenhain und Boveri („Centrosomen liegen meist im Protoplasma, können aber auch im Kern liegen").

der Eikernstrahlung vorrückt, wenn die Richtungskörperbildung bereits abgeschlossen ist, die Eikernstrahlen also nicht mehr in physiologischer Erregung (Thätigkeit) begriffen sind; wir sahen daher die beiden Strahlensysteme scheinbar garnicht oder nur sehr wenig mit einander collidiren. Nicht so einfach gestaltet sich dies Verhältniss, wenn der Befruchtungsvorgang sich in schnellerem Tempo abspielt.

So sehen wir z. B. in Fig. 29 die Centralspindel nebst den beiden Polstrahlungen, die sich behufs Ausstossung des I. Richtungskörpers gebildet haben, aber noch nicht weit gegen die Oberfläche vorgedrungen sind. Die Strahlungen und die protoplasmatischen Fibrillen sind sehr stark, so dass sie sogar die Chromosomen — es lag ein Diasterstadium vor — beinahe völlig verdecken, weshalb dieselben hier nicht mit gezeichnet sind. Kurzum wir haben ein sehr frühes Stadium vor der Bildung des I. Richtungskörpers vor uns; nichtsdestoweniger ist die Spermastrahlung bereits sehr stark entwickelt und weit vorgedrungen. Während der Spermakopf noch unweit von der Oberfläche liegt, ist die Spermastrahlung bereits weit nach innen vorgedrungen und liegt gemäss dem oben vertheidigten Gesetz in unmittelbarer Nähe des inneren Pols der Richtungsspindel. Die Fibrillen der Strahlung sind äusserst stark entwickelt, dicke intensiv gefärbte Fäden, Stränge möchte man beinahe sagen. Ebenso sind aber die Strahlen, die um das Ei-Centrosoma des inneren Pols gruppirt sind, in ihrer mächtigsten Entwicklung; sie sind in Thätigkeit begriffen (in physiologischer Erregung), sind durchaus nothwendig zur Durchführung der begonnenen Karyokinese, deswegen können sie von der Spermastrahlung nicht bewältigt und assimilirt werden. Zwei mächtige Strahlensysteme sind hier also in Conflict gerathen und sie müssen einander ausweichen; die Spermastrahlen müssen den Theil der Zelle, wo die karyokinetische Figur liegt, frei lassen, sie umfassen dieselbe von unten gewissermaassen kelchartig, die Strahlen des inneren Pols der Richtungsspindel haben sich aber in einer äusserst charakteristischen Weise gebogen, um ungehindert ihre begonnene Thätigkeit weiter führen zu können. Der Theil der Figur, welcher die beiden in Collision gerathenen Strahlensysteme sammt ihren Centren umfasste, lag gerade in einem Schnitt, so dass wir in der Deutung uns nicht vergriffen zu haben glauben.

Einen ganz ähnlichen Fall stellt Fig. 13 dar, nur mit dem Unterschied, dass hier das Ei in der Ausstossung des II. Richtungskörpers begriffen ist, die Spermastrahlung aber bereits dicentrisch ist, mit deutlichen zwei Centrosomen und einer schönen Centralspindel. Der Conflikt der Strahlen documentirt sich auf eine ganz ähnliche Weise wie in Fig. 29, auch hier sieht man die äusserst charakteristische und augenfällige bogenförmige Umbiegung der Radien der Eikernstrahlung. Beim weiteren Vordringen der karyokinetischen Figur gegen die Oberfläche dürfte wohl diese Collision aufgehoben werden und wir glauben, dass in Fällen, wie Fig. 3, 14, 16, 19 eine ähnliche Collision stattgehabt hat, dass auch da die Spermastrahlung gegen den vorher mehr nach der Mitte zu gelegenen inneren Eipol vorgedrungen war, hier eine Zeitlang in ähnlichem Conflict mit der Eistrahlung gewesen sein mochte, wie wir es in Fig. 29 oder 13 sehen, daselbst aber sodann liegen geblieben ist, während die karyokinetische Figur unterdessen nach oben zu gewandert ist. Einen ähnlichen Fall von Collision der Strahlensysteme stellt auch Fig. 20 dar, wo die Strahlensysteme wegen der Entwicklung der Vacuolen im Protoplasma auf einer verhältnissmässig kleinen Strecke untergebracht sind. Wir sehen die Spermastrahlung sammt dem bläschenförmigen Kern in unmittelbarer Nähe des inneren Pols der Richtungsspindel — der weitere Theil der karyokinetischen Figur konnte nicht gezeichnet werden, da die Spindel nach dem Beobachter zu gelegen war —; die Spermastrahlung hat sich hier also der Strahlung des inneren Eipols von der Seite her genähert. Auch hier sind die beiden Strahlensysteme in Conflict gerathen und lassen ein neutrales Feld zwischen sich frei, indem sie nach unten und oben (vom Zuschauerauge aus gedacht) ausweichen.

Solche Fälle beweisen uns nur, dass die Strahlen, die um das innere Eicentrosoma gruppirt sind, solange sie in Thätigkeit sind, nicht angegriffen, nicht assimilirt werden; dies kann erst dann anfangen, wenn sie ihre Thätigkeit beendet haben und noch mehr, wenn sie in die gewöhnliche netzförmige Anordnung übergehen — an dem Grundzuge des Processes ändern diese Fälle nichts, wir glauben vielmehr eine Bestätigung unserer Auffassung darin erblicken zu dürfen.

Der bläschenförmige Spermakern rückt also mit seiner ein-

fachen (Fig. 25, 26, 27, 28) oder doppelten (Fig. 14, 16, 20, 24) Strahlung — dies ist für den Hauptvorgang von nebensächlicher Bedeutung — gegen den Eikern, dessen Strahlung in steter Abnahme begriffen ist, vor. Ist die Strahlung ganz exquisit dicentrisch, wie in Fig. 24, — was sicherlich auf eine sehr frühe Zweitheilung des Strahlencentrums (des Centrosomas) und der Strahlung zurückzuführen ist, — so ist wohl der weitere Vorgang ein sehr einfacher — die beiden Strahlensysteme wachsen auf Kosten des Protoplasmas der Eizelle immer weiter, — die Assimilation desselben kann sogar von den zwei Systemen in schnellerer und erspriesslicherer Weise vor sich gehen — zwischen den beiden Centrosomen sieht man die Fäden der Centralspindel an der Oberfläche des Spermakerns entlang ziehen. Als ein weiteres Stadium dieses Vorganges darf man wohl Bilder, wie Fig. 30, auffassen, wo die Strahlung symmetrisch zu beiden Seiten der Geschlechtskerne sich zu lagern strebt, von Pol zu Pol verlaufende Fäden sind auch hier sehr deutlich, die beiden um die Centrosomen sich gruppirenden Strahlensysteme sind gleich mächtig — von einer besonderen Eikernstrahlung ist keine Spur mehr zu sehen. Die Geschlechtskerne sind indessen zu mächtigen, etwas unregelmässigen Blasen aufgequollen, sie sind beide von gleicher Grösse und in jeder Beziehung unter einander gleich; sie können nur dadurch von einander unterschieden werden, dass der Eikern stets seine ursprüngliche, der Oberfläche genäherte Lage beibehält. Die Kerne machen die ganzen Vorbereitungsstadien zur nachfolgenden Karyokinese selbstständig durch und verschmelzen nicht mit einander.

Fälle, wie uns die Fig. 31 darstellt, dürfen wir wohl als Beispiel auffassen, wie der weitere Verlauf sich gestaltet, wenn die Spermastrahlung in dem Augenblick der Annäherung des Spermakerns an den Eikern nur einfach war. Sie theilt sich gleichfalls in zwei Theile und, während die eine Strahlung an Ort und Stelle liegen bleibt, wandert die andere an der Seite des Spermakerns entlang auf die gegenüberliegende Seite[1]). Die Fig. 31 stellt uns ein Reconstructionsbild aus mehreren Serienschnitten dar; in Fig. 32a und 32b haben wir da-

1) Zwei Strahlensonnen, die zur Seite des Spermakerns oder bereits zu beiden Seiten der Geschlechtskerne lagen, haben schon Fol, Hertwig, Boveri, Mark, Garnault gesehen und deutlich abgebildet, scharfe Centrosomen darin aber nicht nachweisen können.

gegen zwei Bilder gegeben (die wiederum aus je zwei Schnitten reconstruirt sind), welche die beiden Strahlensysteme besonders zur Anschauung bringen. Wenn man die Bilder zu einem sich ergänzt, so liegen die beiden Strahlungen mit ihren nicht weit von einander entfernten Centren ungefähr in der Berührungsfläche der beiden grossen Kernblasen. Wir sehen auch hier die Strahlung sehr stark entwickelt, die Strahlen, welche gegen den Kern gerichtet sind, drücken die Kernmembran mächtig ein, so dass an der Stelle eine tiefe unregelmässige Bucht entsteht, welche die Zeichnungen nur zum Theil wiedergeben können. Im Centrum der Strahlen selbst sieht man wiederum deutliche Centrosomen, die in einem hellen Hof (Sphäre) liegen; dieser ist auch hier abgegrenzt durch längliche Verdickungen der ausstrahlenden Radien. Wir sehen sowohl in Fig. 31 als auch 32a und b die Strahlung weniger ihrem definitiven Bestimmungsorte genähert, als in Fig. 30, obgleich die Kerne bereits weiter entwickelt sind, als in Fig. 30, was wir aus ihrer Grösse und aus dem Aussehen des chromatischen Gerüstes schliessen können. Dies ist nur ein neuer Beweis der individuellen Schwankungen im Verlauf des Befruchtungsprocesses bei unserem Objekt.

Eine besondere Aufmerksamkeit beanspruchen Bilder, wie das in Fig. 33a dargestellte. Wir sehen die Geschlechtskerne zu gleichmässig grossen Blasen angewachsen, die aber nicht mehr unregelmässig und buchtig erscheinen, sondern von kugeliger Form sind, — und mit einer abgeplatteten Seite sehen wir sie dicht an einander geschmiegt. Das Chromatin ist nicht mehr wie in Fig. 24, 25, 30, 31, 32a und b in unregelmässigen Klumpen angeordnet, sondern bildet ein Netz, das sich ziemlich regelmässig im ganzen Kerninneren vertheilt. Wir glauben, dass aus der Gestalt der Kerne und aus der gleichmässigen Vertheilung des in ihnen enthaltenen Chromatins der Schluss wohl erlaubt sein dürfte, dass die Kerne schon über das Wachsthums- und Vorbereitungsstadium hinaus sind, und dass sie unmittelbar vor dem Uebergang ins Knäuelstadium stehen. Wir haben in diesen Stadien längere Zeit hindurch vergeblich nach den Centrosomen sammt ihren Strahlungen gesucht, bis es uns an besonders günstigen Schnitten gelungen ist, dieselben aufzufinden. So stellt Fig. 33a ein nach einem einzigen Schnitt gezeichnetes Bild dar, und wir sehen in demselben zu beiden Seiten der Geschlechtskerne, in

der Einschnürung, die ihrer Berührungsebene (Copulationsebene) entspricht, in ganz genau gleicher Entfernung von beiden und auch ganz symmetrisch zu beiden Seiten eine zierliche, wenig auffallende und deshalb im mikroskopischen Bilde sehr leicht zu übersehende, aber, wenn man sie erst einmal wahrgenommen hat, in allen Theilen äusserst präcis hervortretende Strahlenfigur. Sie setzt sich aber nur aus einigen, äusserst feinen Strahlen zusammen, die in dem von Granulationen und Vacuolen erfüllten Plasma sich verlieren, sie liegen in einem durch homogenes Aussehen sich von der Umgebung unterscheidenden Felde und treffen sich in kleinen, nichtsdestoweniger aber sehr deutlichen Centrosomen.

Diese auffallende Verminderung der Strahlenfigur gerade in dem Augenblicke, wo die Kerne bald ins Knäuelstadium und in die weiteren Phasen der Karyokinese übergehen sollen, hat auf den ersten Blick etwas überraschendes an sich, sie steht aber im Einklang mit den Beobachtungen anderer Autoren, wonach bei der Befruchtung nach Annäherung der beiden Geschlechtskerne eine Periode eintritt, „in der die Strahlung zunächst an Intensität sehr stark abnimmt, bis sie schliesslich, wenn der Kern mit seiner Vorbereitung zur Theilung fertig geworden ist, von neuem wieder mächtig wird, worauf in bekannter Weise die karyokinetische Figur entsteht“ [1]). Die Erklärung hierfür ist aber nicht schwer und bietet ein allgemeineres Interesse. Die Geschlechtskerne machen offenbar ein langes Vorbereitungsstadium durch [2]),

1) Für Phylirrhoë und Pterotrachea beschreibt Hertwig: „Beide Kernchen sind gemeinsam von strahlenartig angeordnetem Protoplasma umgeben. Sie vergrössern sich, während die Strahlung abblasst und erreichen denselben beträchtlichen Umfang, wie im Ei der Pteropoden“. Darauf beschreibt Hertwig die Umwandlungen, die in den Kernen vor sich gehen und fährt fort: „Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfläche der conjugirten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma“.

2) Während dieses Stadiums erfolgt ein colossales Anwachsen der Chromatinmasse, wie dies von vielen Autoren auch für andere Objekte hervorgehoben wird. Deswegen unterscheiden sich auch die Chromosomen der Furchungsspindel sehr bedeutend von denen der Richtungsspindeln. Sie sind ziemlich lange Schleifen, während die Chromosomen der Richtungsspindel kurze Stäbchen sind, ähnlich wie bei anderen Thieren, und die Chromatinmasse jeder Schleife beträgt das vielfache eines Chromosoms der Richtungsspindel.

bevor sie in die Chromosomen für die erste Furchungsspindel zerfallen. Die beiden Strahlensysteme aber, die zur Bildung der zukünftigen Furchungsspindel führen werden, sehen wir bereits viel früher (wie ein Vergleich vor allem solcher Fälle wie Fig. 30 lehrt) ihren Bestimmungsort erreichen. Solange die Wanderung der beiden Strahlensysteme mit ihren Centrosomen dauert, sehen wir die Strahlen, die in Thätigkeit (in physiologischer Erregung) sind, sehr stark ausgespannt. Doch als sie einmal ihren Zweck erfüllt haben, hört ihre Thätigkeit auf eine Zeitlang auf — denn die Umänderung der Kerne geht unabhängig davon einher. Erst wenn die Kerne die Vorbereitungsstadien durchgemacht haben, fällt den Protoplasmastrahlen wieder eine thätige Rolle zu. Während der ganzen Zeit also, wo die Thätigkeit der protoplasmatischen Strahlen nicht in Anspruch genommen wird, wo sie keine Aufgaben zu erfüllen haben, geht mit ihnen dieselbe Veränderung vor, die nach jeder Mitose an jeder Zelle, wenn sie ins Ruhestadium übergeht, in dem protoplasmatischen Fadengerüst wahrzunehmen ist: die Strahlung wird undeutlich, geht in eine netzförmige Anordnung über, oder sie verliert sich in einer „entsprechenden molecularen Gruppirung", die dann im gegebenen Augenblick durch eine der physiologischen Erregung entsprechende histologische Differenzirung wieder in Strahlenform sichtbar wird. In Anbetracht des ganzen weiteren Verlaufs des Processes können und müssen wir annehmen, dass das ganze Strahlensystem (Centralspindel und das Centrosoma, Polstrahlung und die nach den Kernen gerichteten Strahlenkegel) auch hier, wenn auch in modificirter Form, vorhanden sind. Interessant ist es, dass, wie unsere Bilder lehren, auch die Grösse der Centrosomen sich ändern kann, stets sind sie aber distincte dunkle Körperchen, an welche die Strahlen sich direkt ansetzen. In der Fig. 34 haben wir gewissermaassen ein Uebergangsstadium, indem die Strahlung an der einen Seite der Kerne — (die Schnittrichtung war hier etwas schief, so dass die zweite Strahlung, die in einen anderen Schnitt gerathen ist, von einem Kernstück verdeckt wurde) — noch nicht bis zu dem Grade wie in Fig. 33, aber doch deutlich in Abnahme begriffen ist.

Wie erwähnt, entsteht nun bald eine typische karyokinetische Figur in der befruchteten Eizelle, welche im Stadium des Muttersterns sich durch nichts mehr von jeder mitotischen Figur

unterscheidet. In der achromatischen Figur haben wir nun ausser anderen Theilen die beiden Strahlenkegel (Zugfasern), welche jederseits das Centrosoma mit den Chromosomen verbinden. Da wirft sich uns nun zunächst die Frage auf, auf welche Weise sich die protoplasmatischen Fäden mit den Chromosomen in Verbindung gesetzt haben.

Für die gewöhnliche Mitose ist, um uns ihren ganzen Mechanismus zu erklären, die Annahme einer fortdauernden, ununterbrochen bestehenden Verknüpfung zwischen den vom Centrosoma ausgehenden Protoplasmafibrillen und den Chromosomen, wie eine solche zunächst von Rabl als Postulat hingestellt wurde und neuerdings von Reinke, Braus u. a. gegen zahlreiche Angriffe wieder verfochten wird, unabweislich nothwendig. Die Art und Weise dieser Verknüpfung, die für und dagegen geltend gemachten Gründe können hier unmöglich des Genaueren erörtert werden — aber es sei nur auf die für die Geschlechtskerne speciell in Betracht kommenden Momente hingewiesen: Eine fortdauernde Verknüpfung zwischen dem Spermakern und der aus dem Verbindungsstück des Samenfadens entstehenden Strahlung ist ohne weiteres verständlich, nicht aber diejenige mit den Chromosomen des Eikerns. Ueber diese Schwierigkeit hilft uns aber diejenige Thatsache hinweg, welche wir oben zu beweisen bestrebt waren, dass nämlich das ursprünglich auf das Eicentrosoma centrirte protoplasmatische Fadengerüst der Eizelle durch die neuentstandene Spermastrahlung dem resp. den Centrosomen des Samenfadens zugewendet wird. Da in diesen ursprünglichen auf das Eicentrosoma centrirten Fäden auch diejenigen Fäden enthalten sind, für die wir unserer Ansicht nach eine fortdauernde Verbindung mit den Chromosomen, überhaupt mit dem Eikern, annehmen müssen, so werden wir wohl nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, dass durch die Assimilation auch dieser Fäden die Spermastrahlung in letzter Linie auch ihre Verbindung mit dem Eikern erreicht. Ja, wir glauben, dass die Thätigkeit der Spermastrahlung als solcher überhaupt erst dann beendet ist, wenn sie sämmtliche Protoplasmafäden des Eis, die für die zukünftige Karyokinese von Bedeutung sein können, unter ihre Botmässigkeit gebracht hat, also auch diese Fäden, die ihr die Verbindung mit den Chromosomen des Eikerns sichern.

Wir haben letzthin das Verhalten der Spermastrahlung und

ihrer Centrosomen, sowie die Schicksale des Eicentrosoma und seiner Strahlung näher betrachtet, ohne aber die zahlreichen in der Litteratur darüber aufgetauchten Controversen näher berücksichtigt zu haben.

Die Frage aber, woher die Centrosomen der ersten Furchungsspindel stammen, ist gerade in den letzten Jahren in den Vordergrund des Interesses getreten.

Abgesehen von der Anschauung einiger älterer Autoren, wonach der eine Pol vom Ei, der andere vom Spermakern herrühren sollte, einer Anschauung, die heutzutage ganz unhaltbar geworden ist, war bis zum Jahre 1891 die Anschauung die vorherrschende, die Boveri zunächst scharf formulirt hat, und der sich zahlreiche Autoren, Platner, Vejdowsky, Henking, Fick, Oppel u. a. angeschlossen haben: dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich vom Spermatozoon abstammen. Erst 1891 beschrieb Fol seine bekannte „quadrille des centres", wonach das Sperma- und Eicentrosoma sich in zwei Theile theilen sollte, die Theilhälften verschiedenen Geschlechts dann auf einander zu rücken und sich mit einander vereinigen sollten, so dass jedes der beiden Centrosomen der ersten Furchungsspindel zur Hälfte vom Sperma-, zur anderen Hälfte vom Eicentrosoma stammen sollte. Dieser Vorgang, der wirklich „un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation" darstellen würde, wurde von Guignard für Lilium Martagon bestätigt, in neuester Zeit von Conklin für Crepidula plana, also eine unserem Untersuchungsobjekt sehr nahe verwandte Art[1].

Rein theoretische Betrachtungen sprächen nicht gegen die Möglichkeit einer solchen quadrille, wenn auch deren Mechanismus absolut unverständlich wäre, wie Boveri und der eine von uns es hervorgehoben haben. Beobachtungen verschiedener Autoren, die entgegen den Behauptungen anderer, die ein Centrosoma in der Eizelle überhaupt leugneten, dieselben nachweisen konnten (Lebrun, Fol, Stauffacher) boten dieser Theorie eine Stütze, zumal die Experimente R. Hertwigs, der das Proto-

1) Blanc beschreibt bei der Forelle, dass während der Annäherung des Spermakerns gegen den Eikern eine „copulation, fusion des sphéres" des Spermakerns und des Eikerns stattfindet, so dass „elles n'en font plus qu'une". Jedoch konnte Blanc bezüglich der Centrosomen nichts ausmachen.

plasma der unbefruchteten Eizelle dazu künstlich veranlassen konnte, Protoplasmastrahlungen auszulösen und eine zweipolige karyokinetische Figur zu erzeugen, ebenso die oben bereits erwähnten Experimente Henking's und Sala's.

Von anderer Seite erfuhr jedoch diese Theorie eine entschiedene Opposition, so von Vejdowski, Boveri (1892), die sich entschieden gegen ihre Verallgemeinerung aussprachen. Mit Ausnahme Conklin's hat kein anderer von den Forschern, die eine andere Thiergruppe untersuchten — und von der Zeit sind ganze Reihen von Arbeiten über Befruchtung erschienen — diesen Vorgang bestätigen können, vielmehr geben alle [Fick (Axolotl), Rückert (Cyclops strenuus), Sobotta (Maus), Mead (Chaetopterus pergamentaceus), Brauer (Branchipus), Ch. Julin (Ascidieneier), O. Meyer (Strongylus tetracanthus)] übereinstimmend an, dass das vom Spermatozoon eingeführte Centrosoma durch Theilung die beiden Polkörperchen der Furchungsspindel liefere. Bei einigen Objekten war ein Zweifel in dieser Beziehung desto mehr ausgeschlossen, als die Theilung des Spermacentrosoma und Bildung der beiden Pole ähnlich wie an dem Objekt Vejdowsky's und dem unsrigen lange vor Annäherung der beiden Geschlechtskerne vollzogen war (Brauer, Rückert, Mead, Meyer). Obendrein sind aber zugleich mehrere Arbeiten über den von Fol untersuchten Befruchtungsvorgang bei den Echinodermen erschienen (Boveri, Reinke, Wilson und Mathews sowie der eine von uns und in letzter Zeit Hill und O. vom Rath). Reinke und der eine von uns gaben an, dass sie diesen Vorgang der quadrille des centres nicht finden konnten. Boveri, Wilson und Mathews sowie Hill negiren ihn mit Bestimmtheit und geben an, dass die bis vor der Annäherung der Geschlechtskerne einfache Spermastrahlung sich in zwei Theile theilt, bei Asterias sogar einige Zeit vor der Copulation der Geschlechtskerne (Mathews), so dass auch hier die beiden Strahlensysteme sammt ihren Centrosomen lediglich von der Spermastrahlung herrühren. Dieser Auffassung schliesst sich der eine von uns nach den übereinstimmenden Angaben um so mehr an, als seine thatsächlichen Befunde sich damit am besten vereinigen lassen.

Dass unsere Beobachtungen an der Physe eben für die alleinige Entstehung der Strahlensysteme und der Centrosomen der ersten Fur-

chungsspindel aus der Spermastrahlung resp. dem Spermacentrosoma sprechen, und dass sie auch nicht das mindeste für die Existenz einer Centrenquadrille sprechen, bedürfte wohl nach den vorhergehenden Bemerkungen keiner besonderen Hervorhebung. Wir thun dies nur aus dem Grund, um hinzuweisen, dass wir die diesbezüglichen Angaben Conklin's, die er auf Grund von Untersuchungen an Crepidula plana, einem dem unsrigen so nahe verwandten Objekte, macht, ganz und gar nicht für beweisend halten. Es kann zwischen zwei so nahe verwandten Thierspecies ein so tiefgreifender Unterschied in einem so grundlegenden Processe nicht bestehen — die Bilder Conklin's aber legen die Vermuthung nahe, dass bei Crepidula plana der Befruchtungsprocess ähnliche Variationen wie bei der Physe aufweist, und der Umstand bietet sofort der Deutung der Bilder einen weiten Spielraum. Unserer Ansicht nach ist keine einzige der Figuren Conklin's derart, dass sie zur Annahme einer „Centrenquadrille" zwingen könnte, vielmehr lassen alle eine andere Auffassung zu[1]).

Wenn aber der Process der „quadrille des centres" an dem Objekte, an dem er zuerst beschrieben wurde, nicht existirt, wenn er bei dem Objekte Conklin's nur in Folge einer, unserer Meinung nach, falschen Deutung der Bilder beschrieben wurde, sicherlich aber nicht existirt, so dürfte es sich wohl in Zukunft herausstellen, dass auch Guignard sich bei Lilium Martagon getäuscht hat.

Gegen die Einheitlichkeit, mit der der ganze Befruchtungsprocess im Thier- und Pflanzenreich verläuft, spräche die bisher einzig dastehende Angabe Wheelers für Myzostoma glabrum, nach der eine Spermastrahlung dort vollkommen fehlen und die beiden Strahlensysteme der ersten Furchungsspindel sammt den beiden Polkörperchen lediglich vom Ei (durch Theilung des nach Ausstossung des II. Richtungskörpers im Ei zurückbleibenden Centrosoma sammt seiner Strahlung) stammen sollten. Diese Angabe würde nicht nur mit den Beobachtungen

1) Fig. 9 kann sicherlich auch in dem Sinne gedeutet werden, dass der Spermakern mit doppelter Strahlung sich dem Eikern genähert hat, dessen Strahlung noch nicht verschwunden ist und die anscheinend beweisendste Figur 8 lässt wohl noch die Erklärung zu, dass bevor die Kerne aufgelöst sind, die Strahlungen sich bereits zur folgenden Theilung anschicken.

an allen anderen Objekten in Widerspruch stehen[1]), sie würde auch für die ganze Wanderung des Spermakerns gegen den Eikern neue Kräfte voraussetzen lassen müssen, deren Sitz uns vorderhand absolut dunkel wäre. Bis daher genauere und zahlreichere Angaben dieser Art vorliegen, möchten wir auf diese Beobachtung kein allzugrosses Gewicht legen und zur Erklärung des Gegensatzes in den Anschauungen uns die Vermuthung gestatten, dass es sich vielleicht in diesem Falle um einen ähnlichen Process handeln dürfte, wie bei der Physe und anderen oben erwähnten Objekten, nämlich um eine hochgradige Entfernung der Spermastrahlung vom Spermakern, die Wheeler vielleicht übersehen haben mochte, die uns aber den Process sofort verständlich machen dürfte.

5. Fortgang der Karyokinese im befruchteten Ei. Verhalten der Deutoplasmamassen.

Wir haben im Vorhergehenden alle Phasen, welche zum eigentlichen Befruchtungsprocess gehören, bereits besprochen, denn wir halten die Befruchtung selbst mit dem Augenblick für abgeschlossen, als die vom Samenfaden stammende Strahlung das protoplasmatische Gerüst der Eizelle vollkommen assimilirt hat, und dadurch auch mit dem Kerngerüst des Eikerns in Verbindung getreten ist.

Von dem Augenblick an haben wir einen Process, der sich bezüglich der Mechanik durch nichts von einer gewöhnlichen Mitose unterscheidet.

Einige Bemerkungen also, die wir den hierauf folgenden Stadien widmen wollen, gehören, streng genommen, nicht in den Rahmen dieser Arbeit, mögen aber trotzdem, da sie für manche oben berührten Punkte bezüglich der Centrosomen und der in ihnen zusammentreffenden Strahlungen, bezüglich der Centralspindel u. a. eine gewisse Ergänzung und Vervollständigung liefern können, hier Berücksichtigung finden.

Im Stadium des Muttersterns der Furchungsspindel, Fig. 35

1) Boveri: „Es ist dies eine wichtige Thatsache, welche den von uns aufgestellten Satz, dass die Theilungsfähigkeit des befruchteten Eies auf der Einführung eines Spermacentrosoma beruhe, erschüttert oder ihm wenigstens allgemeine Gültigkeit raubt".

sehen wir die karyokinetische Figur nahe dem animalen Pol der Eizelle; die ganzen Dottermassen, in denen die typischen grossen Vacuolen sich finden, sind auf den vegetativen Pol verdrängt. Die Polstrahlung ist auf beiden Spindel-Polen wenig entwickelt, doch im folgenden, dem Diasterstadium (Fig. 36) breiten sie sich mächtig bereits über die ganze Zelle aus. Die Strahlung ist auf ein deutliches sich intensiv färbendes Centrosoma centrirt, das von einem hellen Hof, der Sphäre, umgeben ist. Bisweilen fanden wir im Diasterstadium auf den Polen anstatt eines Centrosomas bereits als deutlichen Beginn der Vorbereitung zur nächstfolgenden Mitose (vgl. Fig. 37) je zwei Centrosomen — links mehr, rechts weniger von einander entfernt, zwischen ihnen deutliche Centralspindeln, ferner zwei typische, auf jedes der Centrosomen gerichtete Strahlensysteme. Es beweist dies nur, dass, bevor die Eizelle sich durchgeschnürt hat, sich in beiden Hälften schon die nächste Theilung rasch vorbereitet[1]).

Der Zwischenkörper, der nach Abschnürung des II. Richtungskörpers zurückgeblieben ist, ist stets deutlich zu sehen, in Fig. 35 klein, viel bedeutender in Fig. 36 und 37, wo sogar noch ein Strahlenbündel von ihm ausgeht. Dass auch bei der Zweitheilung der Eizelle ein typischer Zwischenkörper entstehen wird, zeigt uns schon Fig. 36, wo die Centralspindelfasern im Aequator mächtige längliche, ganz regelmässige Anschwellungen zeigen. Diese werden bei erfolgender Einschnürung des Zellleibes in der Mitte zusammengefasst, wie dies an Fig. 38 zu ersehen ist (vgl. oben).

Wie aus Fig. 35, 36 und 37 zu sehen ist, geht die Einschnürungsebene, die erste Furchungsebene durch die Stelle, an der der Zwischenkörper nach Ausstossung des I. Richtungskörpers lag und wird das Verhalten hier offenbar dadurch bedingt, dass hier der Eikern an der Oberfläche an der ursprünglichen Stelle liegen geblieben ist, und der Spermakern zu ihm hinaufgerückt ist. Die anfängliche Lage der Spermastrahlung hat hierauf keinen Einfluss. Ich erwähne dies, um zu zeigen, dass der Satz Rückert's: „Wir dürfen vielmehr annehmen, dass

1) Ein ganz ähnliches Bild dürfte wohl Platner's Fig. 18 (Taf. VI) zu Grunde liegen.

die Richtung der ersten Furchungstheilung schon von vornherein durch die Stellung der Spermatocentren am Spermakern gegeben sei, dass mit anderen Worten der Samenkern die Richtung der ersten Furchungstheilung bestimmt, während der Eikern sich dieser Richtung accommodirt, gleichviel, an welcher Stelle der Eioberfläche er seine Entstehung aus der zweiten Richtungsspindel genommen hat" jedenfalls keine allgemeine Geltung hat. In unserem Falle ist gerade das Entgegengesetzte der Fall.

Die Lage der Einschnürungs-(Furchungs-)Ebene sowie der Copulationsebene und der Centrenaxe ist für unser Objekt eine ganz regelmässige trotz der ursprünglichen sehr variablen Lage der Spermastrahlung. Wir glauben aber, dass auch in Fällen, wo der Eikern nach Abschnürung der beiden Richtungskörper nach der Zellmitte zurückkehrt, und zwar selbst in Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dotter, die ursprüngliche Lagerung der Spermastrahlung nicht ausschliesslich auf die Lage der Furchungsebene von Einfluss sein kann. Bei ferneren Untersuchungen in dieser Beziehung kann für die Beurtheilung nur die Abschnürungsstelle der Richtungskörper selbst (eventuell durch Zwischenkörper kenntlich) maassgebend sein, denn es versteht sich von selbst, dass die Richtungskörper selbst, einmal abgeschnürt, in sehr verschiedene Lage gerathen können, wie dies zahlreiche Beobachtungen beweisen.

Die Dottermassen, welche im unreifen Ei gleichmässig in der ganzen Eizelle vertheilt waren, weichen von dem Augenblick ab, wo die erste Richtungsspindel entsteht, von dem Strahlencentrum centrifugal aus, so dass im Umkreis des Centrosomas ein rein protoplasmatischer strahliger Hof sich bildet, um den erst in einiger Entfernung die Dotterbestandtheile sich interfilar lagern. Sodann, als die Richtungsspindel gegen den animalen Pol vorrückt, werden die Dottermassen nach dem vegetativen Pol zu verdrängt (vgl. Mark, Hertwig)[1]). Da der Eikern

1) Wenn wir aber Figuren betrachten, welche eine besonders mächtige Strahlung aufweisen, wenn wir diese Protoplasmastrahlen, sei es der Eikernstrahlung bei Ausstossung der Richtungskörper, sei es die Strahlung vor dem Samenkern als dicke Stränge den ganzen Zellleib durchziehen sehen und dabei im mikroskopischen Bilde die Deutoplasmamassen ganz in den Hintergrund gedrängt sehen, so möchten wir die Frage aufwerfen, ob wir in der That ein starres Ver-

auch späterhin nicht nach der Mitte der Eizelle zurückkehrt, sondern am animalen (protoplasmatischen) Pol liegen bleibt, und der Spermakern zu ihm hinaufwandert, so erhält sich dies Verhältniss der beiden Pole auch weiterhin. Das Ei ist aus einem Ei mit gleichmässig vertheiltem Dotter zu einem Ei mit ungleichmässig vertheiltem Dotter geworden. Und wenn auch später (wie Fig. 35 und 36 zeigen) die Furchungsspindel etwas herabsinkt und die Dottermassen sich auch gegen den animalen Pol vorschieben [1]), so bleibt doch der letztere Typus erhalten und dies ist für den weiteren Verlauf der Furchung nicht ohne Bedeutung. Der Dotter, der anfangs gleichmässig körnig erscheint, ändert dann sein Aussehen, indem in ihm helle, homogene grosse Vacuolen entstehen, so dass die Körnermassen in der Form eines regelmässigen Gerüstwerks nur den Raum zwischen den Vacuolen erfüllen und dadurch eine typische Wabenstructur zu Stande kommt. Diese Vacuolen beginnen in sehr verschiedenen Stadien zu entstehen, einmal früher, ein andermal später, immerhin aber ist die Vacuolisirung des Plasmas in Stadien, wo die Geschlechtskerne an einander liegen und zu grossen Blasen anschwellen, immer schon typisch ausgebildet. Zu den protoplasmatischen Strahlen verhalten sie sich ganz wie etwa grosse Deutoplasmakörner, sie liegen stets interfilar und zwar nur in den grösseren interfilaren Räumen, werden also ziemlich weit nach der Peripherie verdrängt, während die nähere Umgebung der Centrosomen und der Sphäre vollkommen von ihnen frei bleibt. Interessant ist z. B. ein Vergleich unserer Figuren mit denen Rückert's für Cyclops strenuus, wo gleichmässig grosse Dotterkörner die Eizelle durchsetzen und ein ganz typisches Verhalten zu den Protoplasmastrahlen und der Sphäre im Sinne der oben aufgestellten Regel aufweisen [2]). Auch darin verhalten sich diese

hältniss zwischen dem protoplasmatischen Fadengerüst der Zelle und dem Deutoplasma haben. Es will uns scheinen, dass die Deutoplasmamassen nicht erst in späteren Furchungsstadien allmählich resorbirt werden, aber dass auch während des Befruchtungsprocesses wohl ein chemischer Stoffumsatz stattfinden dürfte, um die Strahlung mächtig anwachsen und ihren Zweck desto energischer und vollkommener erreichen zu lassen.

1) Bei Limax scheint letzteres nach den Figuren Mark's noch bedeutender zu sein, so dass dadurch die ganze Furchungsspindel tiefer gegen das Eicentrum zu liegen kommt.

2) „Die freie Oberfläche der Sphären erscheint durch die be-

Vacuolen analog allen Deutoplasmabildungen, dass eine concentrische Schichtung um die Sphäre (resp. die beiden Sphären) sich nicht verkennen lässt (vgl. Fig. 31—38). Ebenso wie die kleinen Dotterkörner nur zwischen den Vacuolen zu liegen kommen und so ein Wabengerüst darstellen, so verlaufen auch die Protoplasmastrahlen, die von den Centrosomen ausgehen, lediglich in diesen Wänden, was namentlich bei stärkerer Entwicklung der Strahlung (wie Fig. 36) sehr deutlich hervortritt. Diese Protoplasmafibrillen werden durch die grossen Vacuolen sogar theilweise zu geschlängeltem, bogigem Verlauf gezwungen oder sind durch dieselben selbst eingeknickt.

III. Theoretisches über Befruchtung.

Reduktion der achromatischen Substanzen und der Centrosomen.

Nach den vorhergehenden Erörterungen glauben wir noch einige theoretische Bemerkungen der Frage der Befruchtung widmen zu müssen. Der eine von uns hat bereits gelegentlich seiner Arbeit über die Befruchtung bei Echinodermen hierzu Stellung genommen; die Resultate, zu denen wir auf Grund der vorliegenden Untersuchungen gelangt sind, liefern nicht nur eine neue Stütze für den daselbst eingenommenen Standpunkt, sondern bieten auch noch eine Ergänzung und Erweiterung unserer theoretischen Vorstellungen.

Wir gehen hierbei von der Befruchtungstheorie, welche Boveri auf Grund seiner Untersuchungen und auf Grund einer äusserst genauen kritischen Durchmusterung der ganzen umfangreichen Literatur aufgestellt hat: Wie es sich phylogenetisch feststellen lässt, vereinigen sich während der Befruchtung zwei Zellen, die ursprünglich einander vollkommen gleichwerthig waren, gleichwerthig in Bezug auf ihr Protoplasma, ihre Kerne und

nachbarten Dotterkugeln mehr oder minder eingebuchtet. Zwischen den letzteren setzt sie sich in die an ihrem Ursprunge kräftigen Strahlen fort. Diese verlaufen zwischen radiären Reihen der Dotterkugeln und zeigen bei einem Theil des Objekts einen welligen oder geknickten Verlauf, entsprechend der Oberfläche der einzelnen Deutoplasmaelemente". — „In ihrem weiteren Verlaufe verlieren sich die Radien unmerklich in dem Protoplasmagerüst des Eies."

ihre Centrosomen. Später erst trat die geschlechtliche Differenzirung ein. Von dieser Differenzirung bleiben ihrem Wesen nach unberührt die Kerne, die trotz scheinbarer Veränderungen in Bezug auf die wesentlichen Merkmale (Zahl der Chromosomen usw.) gleichgeblieben sind. Die durch eine ganze Reihe von Arbeiten festgestellte Gleichwerthigkeit der Kerne ist desto wichtiger, als die sinnreichen Experimente Boveri's wohl definitiv beweisen, dass in dem Chromatin des Kerns die Vererbungssubstanzen enthalten sind. Boveri fasst die Vereinigung der Kerne als den Zweck der Befruchtung auf. Das Wesen, die Bedingung der Befruchtung aber besteht in der Anregung des Eis zur Entwicklung d. h. zur fortgesetzten Zelltheilung. Hierzu sind — wie eine andere Reihe von Experimenten Boveris beweist — die Geschlechtskerne entbehrlich; hier spielt die Hauptrolle das Protoplasma und die Centrosomen, die in beiden Geschlechtszellen durch eine Art Arbeitstheilung in umgekehrter Richtung differenzirt sind.

„Das Spermatozoon besitzt alle zur Entwicklung nöthigen Qualitäten, Kern und Centrosoma, nur fehlt ihm das Protoplasma, in welchem diese Organe ihre Thätigkeit entfalten können. Das Ei umgekehrt besitzt Kern und Protoplasma, ihm aber fehlt das Centrosoma, oder das vorhandene ist zu schwach, um die Theilungsvorgänge in Bewegung setzen zu können. Durch die Vereinigung von Ei- und Samen-Zelle ergänzt jede von beiden den Defekt der anderen, und so entsteht das entwicklungsfähige Ei, die erste Embryonalzelle."

Während wir uns nun vollkommen Boveri darin anschliessen, dass in der That gerade in der Ergänzung der protoplasmatischen Theile der Geschlechtszellen die Hauptbedingung für die Entstehung einer lebens- und theilungsfähigen Zelle gesucht werden muss, müssen wir gestehen, dass wir die Art und Weise dieser Ergänzung anders auffassen. Boveri legt, wie ersichtlich, den Hauptnachdruck auf die Differenzirung der Centrosomen, was eine Folge seiner ganzen Auffassung der Bedeutung der Centrosomen ist. Wir haben aber oben bereits hervorgehoben, dass wir die Centrosomen als selbstständige, active, das Protoplasma der Zelle beherrschende Organe nicht auffassen können, sie sind für uns auch während der Befruchtung nur „Insertionsmittelpunkte der organischen Radien", wir können des-

wegen auch das Eicentrosoma nicht als rudimentäres Organ auffassen, unfähig, die Theilung der Zelle in Bewegung zu setzen, und ebenso können wir dem Spermacentrosoma nicht die Fähigkeit zuschreiben, sich des Eiprotoplasmas zu bemächtigen und in dem weiteren Processe die führende Rolle zu übernehmen.

Wir glauben den Hauptnachdruck auf die Differenzirung des Protoplasmas selbst legen zu müssen, in dem wir auch während des ganzen Befruchtungsprocesses den Sitz der bewegenden Kräfte zu suchen uns veranlasst sahen.

Die geschlechtliche Differenzirung der Geschlechtszellen fällt von vorne herein dadurch auf, dass in der Eizelle colossale Mengen von Ernährungsmaterial für die zukünftige Frucht aufgespeichert sind, während der Samenfaden zum Zwecke seiner grösseren Beweglichkeit sich aller irgendwie entbehrlichen Theile entledigt und nur die durchaus nothwendigen, fundamentalen Substanzen beibehält.

In Folge der übermässigen Anhäufung von deutoplasmatischen Massen ist nun das Protoplasma, in dem die bei der Mitose wirksamen Kräfte zu suchen sind, in der Eizelle „zu schwach", um von selbst in dem colossalen Zellleibe die Theilungsvorgänge einzuleiten und durchzuführen.

Das unreife Ei besass die Theilungsfähigkeit in hohem Grade, denn es vermochte rasch hinter einander die zwei zur Ausstossung der beiden Richtungskörperchen dienenden Mitosen durchzuführen.

Diese beiden letzten Mitosen, die das unreife Ei behufs Reduction der Chromosomen durchmachen muss, benutzt es nun dazu, um sich im Interesse des zukünftigen Embryo der gesammten Deutoplasmamasse zu bemächtigen, während die Richtungskörperchen als rudimentäre Zellen im Vergleich zu dieser Riesenzelle erscheinen. Hierdurch hat aber das Ei seine wichtigste Lebensfunction, nämlich seine Theilungsfähigkeit eingebüsst. Dies um so mehr, als nach der Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens die in der Eizelle zurückbleibende Archoplasmamasse reducirt ist (s. unten), und jedenfalls zu gering ist, um die Masse des Zellleibes zu bewältigen. Es bedarf hierzu einer „Ergänzung" seitens des im Verbindungsstück des Spermatozoons enthaltenen Archoplasmas. Dasselbe ist auf eine kleine Stelle

zusammengedrängt, ist völlig frei von jeglichen deutoplasmatischen Produkten und hat deshalb nichts von seiner Lebensfähigkeit, von seiner Activität eingebüsst. Während also Boveri meint: „Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma", glauben wir, dass für die Befruchtung, für die Anregung des Eies zur Theilung die Einführung des Verbindungsstücks des Spermatozoons, welches das um das Centrosoma gruppirte Protoplasma desselben enthält, nothwendig ist.

Dieses Protoplasma des Verbindungsstücks, welches aus der achromatischen Figur der letzten Mitose der Spermatocyten stammt, und für das wir sogar eine typische Gruppirung um das Centrosoma annehmen mussten, quillt vom Augenblick des Eintritts in die Eizelle auf, es weist von da ab ganz deutlich seine typisch radiäre Anordnung auf; die hieraus entstehende Strahlung kommt vor den Spermakopf zu liegen, indem sie eine förmliche Umdrehung des ganzen Samenfadens veranlasst sie, wandert dann auf das protoplasmatische Centrum der Eizelle hin, den Spermakern nachziehend; sie wächst dabei auf Kosten des Protoplasmas des Eis, das sie fortwährend assimilirt. Durch diese fortwährende Assimilation wird das Protoplasma der Eizelle von seinem ursprünglichen Centrum, von dem Insertionsmittelpunkt seiner Radien, dem Ei-Centrosoma, abgewendet und dem neuen mit der Strahlung des Samenfadens eingeführten Centrosoma zugewendet. Ob dabei die Strahlung des Samenfadens einfach, mit einfachem Centrosoma, oder durch frühe Zweitheilung doppelt, mit zwei Centrosomen und einer Centralspindel dazwischen, vorrückt, ist gleichgültig. Aus dem Streben der Spermastrahlung, das protoplasmatische Centrum der Eizelle, das in dem Eicentrosoma zu suchen ist, zu erreichen, erklärt sich — glauben wir — auch die Annäherung der Geschlechtskerne. Die Assimilation des Eiprotoplasmas durch die ursprünglich aus dem Verbindungstück stammende Strahlung führt dazu, dass das Eicentrosoma sämmtlicher Strahlen, die sich an dasselbe inserirten, beraubt wird, es wird zu einem bedeutungslosen Körnchen, das wohl in der Zelle zu Grunde geht, jedoch erst gegen Ende des Befruchtungsvorgangs, während es bis dahin bestehen muss. Durch die Assimila-

tion werden schliesslich auch diejenigen Protoplasmafäden (oder das Protoplasmanetz) dem Spermacentrosoma zugewendet, welche die Verbindung mit dem Kerngerüst des Eikerns herstellen, während eine solche Verbindung zwischen der Strahlung und dem Spermakern von vorne herein bestand.

Kurzum ist bei der Befruchtung durch die Einführung eines neuen, der Eizelle ursprünglich fremden, von dem Verbindungsstück des Samenfadens stammenden Strahlensystems nothwendig die ursprüngliche Gleichgewichtslage des Protoplasma der Eizelle gestört worden, worauf dann das neuentstandene Radiensystem einer neuen typischen Gleichgewichtslage zustrebt, welche erst erreicht wird, wenn vermittelst der vom Samenfaden stammenden Strahlung sämmtliche Protoplasmafäden der Eizelle, auch diejenigen, welche die Verbindung mit dem Kerngerüst des Eikerns herstellen, vom Eicentrosoma abgewendet und dem (resp. den) Spermacentrosoma zugewendet worden sind. Mit diesem Augenblick ist der Befruchtungsprocess als solcher abgeschlossen und von dem Augenblick an haben wir im befruchteten Ei einen Process, der sich durch nichts bezüglich seiner Mechanik von einer typischen normalen Mitose unterscheidet.

Wir glauben für diese Theorie oben eine genügende Stütze geliefert zu haben, und möchten hier nur noch hervorheben, dass dieselbe allein eine genügende Erklärung für den bei verschiedenen Thieren so verschieden sich abspielenden Verlauf des Befruchtungsprocesses, für die verschiedene Lagerung und Wanderung der Strahlung des Samenfadens im Verhältniss zu derjenigen des Eikerns, schliesslich diese allein eine Erklärung für das Schicksal des Ei-Centrosomas liefern kann.

Bezüglich der in neuerer Zeit aufgeworfenen Frage der Reduktion der Centrosomen in den Geschlechtszellen glauben wir, dass eine solche vor der Befruchtung nicht stattzufinden braucht. Die morphologische und physiologische Rolle

der Centrosomen braucht dies keineswegs als Postulat erscheinen zu lassen. Erstlich nämlich besteht die von Fol und Guignard beschriebene Vereinigung der männlichen und weiblichen Centrosomenhälften während der Befruchtung, deren allgemeines Vorkommen dieser Annahme zu Grunde liegen müsste, höchstwahrscheinlich überhaupt nicht, weder bei Thieren noch bei Pflanzen. Sodann ist eine zweite hierzu nothwendige Voraussetzung bisher nicht gegeben und überhaupt wohl kaum zu erwarten: nämlich die Constanz der Grösse der Centrosomen in allen Körperzellen, ähnlich etwa, wie die Constanz der Chromosomenzahl in den Kernen.

Dies Postulat der Reduction der Centrosomen könnte Denjenigen durchaus nothwendig erscheinen, welche die Anschauungen Bergh's theilen. Derselbe hat in neuester Zeit in seiner „Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erworbener Eigenschaften" hervorgehoben, dass die Theorie, wonach die erbliche Substanz im Kern allein ihren Sitz haben sollte, und zu der Boveri auf Grund seiner Experimente gelangt ist, nicht stichhaltig sei, da diese Experimente keineswegs die Möglichkeit ausschlössen, dass diese Fähigkeit auch den Centrosomen innewohne. Einen definitiven Beweis in dieser Beziehung könnte nur ein Experiment liefern, das in der Weise ausgeführt wäre, dass ein Ei der Gattung A seines Kerns beraubt wäre, aber das Centrosoma enthielte; würde nun solch ein Ei, vom Samenfaden der Gattung B befruchtet, eine Larve liefern mit allen Charakteren der Gattung B, so wäre dies erst ein einwandloses Factum, das zweifellos von dem Sitz der erblichen Substanzen im Kern zeugen würde.

Soviel ist nun sicher, dass ein solches Experiment ganz unausführbar ist — aber eine andere Betrachtungsweise spricht entschieden gegen Bergh's Annahme. Dass wir nach unserer oben dargelegten Auffassung von der physiologischen und morphologischen Bedeutung der Centrosomen als „Insertionsmittelpunkte der organischen Radien der Zelle"[1]) denselben keine Be-

1) Brauer: „Eine so grosse Bedeutung, wie man vielfach auf Grund der Fol'schen Beobachtungen, oder wie sie Boveri dem Centrosom beilegt, scheint mir dasselbe nicht zu haben. Meiner Ansicht nach ist dasselbe weder Träger der Vererbungssubstanz, noch spielt es eine besondere Rolle bei der Befruchtung (Boveri), es hat hier keine andere Bedeutung als diejenige, welche es bei jeder Theilung hat, das heisst als Theilungsorgan".

deutung für die Vererbung zuzuschreiben geneigt sein können, ergibt sich wohl ohne weiteres; und in Anbetracht der engen Zugehörigkeit des Centrosomas zum Protoplasma der Zelle haben unserer Ansicht nach Boveris Experimente, die beweisen, dass für die Vererbung das Protoplasma überflüssig sei, dasselbe auch für die Centrosomen bewiesen.

Dann aber setzt ja wiederum die Hypothese Bergh's die Fol-Guignard'sche Vereinigung der Centrosomenhälften als allgemeines Vorkommniss für die ganze Thier- und Pflanzenwelt voraus, eine Voraussetzung, der durch neuere Arbeiten der Boden völlig entzogen ist.

Während wir für das Postulat der Reduktion der Centrosomen keinen zwingenden Grund sehen, glauben wir eine Reduktion der achromatischen, oder, sagen wir, der protoplasmatischen Substanzen der Geschlechtszellen feststellen zu können. Diese Reduktion vollzieht sich während der beiden letzten in schnellem Tempo auf einander folgenden Mitosen, zwischen denen die Geschlechtszellen keine Zeit haben, ihr Protoplasma auf die normale Menge anwachsen zu lassen. Was diejenigen Protoplasmafäden betrifft, welche die Chromosomen mit den Centrosomen (Polkörperchen) während der letzten Mitose (Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens, Theilung der Spermatocyten II. Ordnung) verbanden, so lässt sich, da hier die Reduktion der Chromosomen stattfindet, und nur die Hälfte derselben in die reife Geschlechtszelle übergeht, direkt feststellen, dass dementsprechend auch die Zahl dieser die Chromosomen mit den Centrosomen verbindenden Fäden auf die Hälfte reducirt sein muss. Dass auch die übrigen Theile der achromatischen Figur reducirt sind, lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit sagen. Die Spermatocyte I. Ordnung ist eine volle Zelle, wenn wir das Verhältniss des Kerns zum Protoplasma nehmen. Wenn nun die nächste Theilung keine normale Theilung ist, sondern eine Reduktionstheilung, was den Kern betrifft, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch die achromatischen Substanzen in geringerem Maasse in die beiden Spermatiden übergehen, als es für eine normale Zelle der Fall sein müsste. Ebenso ist auch die Eizelle nach Ausstossung des I. Richtungskörpers eine normale volle Zelle. Mit der Ausstossung der Hälfte der Chromosomen und der sie mit den Centrosomen verbindenden Fäden wird aber zugleich noch die Hälfte der Centralspindel

und sodann ein Theil der Polstrahlung ausgestossen. In Anbetracht dessen erscheint die Annahme desto wahrscheinlicher, die wir oben haben machen müssen, dass die in der Eizelle zurückbleibende Protoplasmamasse im Verhältniss zu den den Zellleib erfüllenden Deutoplasmamassen zu gering ist, um die Mitose in dem riesigen Zellleibe durchführen zu können.

Dadurch aber, dass der Samenfaden sein actives Protoplasma in die Eizelle einführt, dürften wir wohl während des Befruchtungsactes auch in dieser Beziehung eine „Ergänzung" der beiden Geschlechtszellen erblicken.

Krakau, am 20. Dezember 1895.

Literatur [1]).

*Balbiani, Centrosome et „Dotterkern". Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XXIX. 1893.

E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand. 1883.

E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique. 1887.

Bergh, Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anzeiger XV, 1892.

Blanc, Etude sur la fécondation de l'oeuf de la truite. Ber. d. naturf. Gesellsch. in Freiburg i. Breisgau. Bd. VIII. Zool. Abt. 1893.

A. Boehm, Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 32. 1888.

Derselbe, Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsberichte der Gesellsch. f. Morphol. und Physiologie in München. VII. 1891.

Born, Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier von Triton taeniatus. Anatom. Anzeiger 1892.

Boveri, Zellstudien I, II, III. Jena 1887—1890.

Derselbe, Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. und Physiol. München. Bd. III. 1887.

Derselbe, Ueber partielle Befruchtung. Ebenda Bd. IV. 1888.

Derselbe, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsberichte d. Gesellschaft für Morphologie und Physiol. München. Bd. II. 1886.

1) Die mit * bezeichneten Arbeiten kennen wir nur aus Referaten.

Derselbe, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiologie in München. Bd. V. 1888.

Derselbe, Referat über Befruchtung in Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. (Anatomische Hefte). Bd. I. 1891.

Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. d. physik.-medicin. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. 29. 1895.

Brauer, Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abhandlungen der k. preuss. Akademie der Wissensch. 1892.

A. Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 42. 1893.

Brauer, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XLIII. p. 162.

Braus, Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29.

Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenberg. Naturf.-Ges. Bd. X. 1876.

*Derselbe, Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandlungen des naturwissensch.-medicinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. IV. Bd. 5. Heft.

*Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Leipzig 1877.

Conklin, The fertilization of the ovum. Biological Lectures Marine Biol. Lab. Woods Holl. Boston 1894.

Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29. 1895.

Eismond, Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphäre und der Centrosomen. Anatom. Anzeiger 1894.

Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Verhandlungen d. Anatom. Gesellschaft in Göttingen 1893. p. 120.

Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 56. 1893.

Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II, III. Arch. f. mikr. Anatomie. XIX, XX, XXIX, 1880, 1881, 1887.

Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. XXXVIII. 1891.

Fol, Etudes sur le développement des Mollusques. 1875.

Derselbe, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. de la société de physiol. et d'hist. natur. de Génève. T. XXVI. 1879.

Derselbe, Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Arch. de sc. phys. et nat. Génève. XXV. 1891 und Anatomischer Anzeiger 1891 (Nr. 9 u. 10).

Garnault, Sur les phénomènes de la fécondation chez Helix aspera et l'Arion empiricorum. Zool. Anzeiger. XI. u. XII. Jahrg. 1888/89.

Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morpholog. observés chez les plantes et les animaux. Annales de sciences naturelles. Tome XIV, Botanique 1891.

Häcker, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft 1894.

Derselbe, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrbücher V. 1892.

M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig. Wilh. Engelmann. 1892.

Derselbe, Neue Untersuchungen üb. die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 43. 1894.

Derselbe, Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. I. Bd. 4. Heft. 1894.

H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten I, II, III. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 50, 51, 54. 1890, 1891, 1892.

Derselbe, Ueber plasmatische Strahlungen. Verhandlungen der deutschen zoologisch. Gesellschaft. 1891.

Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV, 1889.

Derselbe, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVII.

O. Hertwig, Beiträge z. Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies I. Morphol. Jahrbuch. I. 1875.

Derselbe, Beiträge z. Kenntniss etc. II. Morph. Jahrbuch. III. 1877.

Derselbe, Beiträge z. Kenntnis etc. III. Morph. Jahrbuch. IV. 1878.

O. u. R. Hertwig, Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

R. Hertwig, Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiologie in München. IV. 1888.

O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

Derselbe, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Jena 1893.

Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.

R. Hertwig, Ueber Befruchtung und Conjugation. Verhandlungen der deutschen zool. Gesellschaft. Leipzig 1892.

Derselbe, Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. München 1895.

M. D. Hill, Notes on the fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis and on the Maturation and fertilization of the Egg of Phal-

lusia mammillata. The quartarly Journal of microscopical Science. 1895.

*Ch. Julin, Structure et développement des glandes sexuelles, ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis grossularia. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXV.

K. Kostanecki: Ueber die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatomische Hefte 1892.

Derselbe, Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anzeiger d. Akademie der Wissensch. in Krakau 1895.

Derselbe, Badania nad zapłodnionemi jajkami jeżowców. Rozprawy wydziału matem. przyrodn. Akademii Umiejetnosciw Krakovie. 1895.

Lebrun, Les centrosomes dans l'oeuf de l'Ascaris megalocephala. Anatomischer Anzeiger 1892. p. 627.

E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bulletin of the museum of comp. Zool. at Harvard College Cambridge. Vol. VI. 1881.

A. D. Mead, Some observations on maturation and fecundation in chaetopterus pergamentaceus. Cuv. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Januar 1895.

Oscar Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29. 1895.

Mitrophanow, Contribution à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XI. H. 7. 1894.

Oppel, Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz. VI, 1891 und Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XXXIX.

Pfitzner, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morphol. Jahrbuch Bd. 7.

Platner, Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Prenant, Le corpuscule central d'E. van Beneden dans les cellules seminales de la Scolopendre. Comptes rend. de la société de Biologie 1892.

Derselbe, L'origine du fuseau achromatique muléaire dans les cellules séminales de la scolopendre. Comptes rendus de la soc. de Biol. 1892.

Derselbe, Contribution à l'étude de la division cellulaire. Archives de Physiologie. 1892.

*Derselbe, Sur le corpuscule central. Bulletin de la société des sciences de Nancy. 1894.

O. vom Rath, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 46. 1895.

Derselbe, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XL.

Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leack im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 60. Bd. 1895.

Rabl, Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. 10. 1885.

Reinke, Zellstudien I, II. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 43, 44. 1894.

F. Reinke, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. d. königl. preussischen Akad. d. Wissensch. zu Berlin. XXX. 1895.

Rückert, Die Befruchtung des Selachiereies. Anatom. Anz. VI. 1891.

Derselbe, Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anatom. Anzeiger VII. 1892.

Derselbe, Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von Merkel u. Bonnet. 1893. III.

Derselbe, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte. 1894.

Derselbe, Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. Anatom. Anzeiger. Bd. 10. 1895. Nr. 22.

Derselbe, Zur Kenntniss des Befruchtungsvorgangs. Sitzungsberichte der mathemat.-physik. Klasse d. k. baier. Akad. d. Wissenschaften. Bd. 25. 1895.

Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikroskop. Anatomie. 1895.

O. Schultze, Ueber die Eireifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 45.

Siédlecki, O budowie leukocytów jaszczurów i podziale ich jader. Rozprawy Wydziału przyrodniczo-matematycznego Akademii Umiejetnościw Krakowie. 1895.

Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLV. 1895.

Derselbe, Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Anatom. Anzeiger. Bd. XI. 1895.

Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 28. H. 2.

Van der Stricht, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique. T. XXIII, 1892.

Derselbe, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der Versammlung in Strassburg 1894. Fischer. Jena.

*Trinchese, I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti della R. Acad. dei Lincei. Serie terza. Vol. VII, 1880.

*Vejdowsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag 1888.

Derselbe, Bemerkungen zur Mittheilung Fol's: „Contribution à l'histoire de la fécondation". Anatom. Anz. VI. 1891.

Waldeyer, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. XXXII. 1888.

Derselbe, Eröffnungsrede bei der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893. (Fischer, Jena).

W. M. Wheeler, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. L. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Janner 1895.

E. B. Wilson and A. P. Mathews, Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. New light on the „quadrille of the centers". Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. 1895.

E. B. Wilson, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin-Egg. Journal of Morphology XI, 1895 Octob.

Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXXI.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII, XIX und XX.

Fig. 1. Reconstructionsbild. Muttersternstadium der ersten Richtungsspindel. Der Samenfaden ist in toto im Ei sichtbar. Zwischen Kopf und Geissel ist das helle Mittelstück sichtbar, darin ein dunkler Punkt, das Centrosoma.

Fig. 2. Reconstructionsbild.

Fig. 3. Reconstructionsbild. Die Strahlung des Samenfadens hat sich sehr weit von dem Spermakopf entfernt, die Strahlung ist dicentrisch, die beiden Centrosomen sind durch eine deutliche Centralspindel verbunden.

Fig. 4. Reconstructionsbild. Die Spermastrahlung verhält sich ähnlich wie in Fig. 3, nur ist die Entfernung zwischen Spermastrahlung und Kopf kleiner.

Fig. 5. Reconstructionsbild. Vor dem Spermakopf ist das Centrosom mit beginnender Strahlung zu sehen.

Fig. 6, 7. Reconstructionsbild.

Fig. 8, 9, 10. Bildung der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 11. Reconstructionsbild. Die Strahlung des Samenfadens liegt weit vom Spermakern entfernt, zwei Centrosomen durch eine minimale Centralspindel verbunden.

Fig. 12. Reconstructionsbild. Die Spermastrahlung hat sich sehr weit vom Spermakern entfernt, sie ist doppelt, die beiden Centrosomen sind weit von einander entfernt, zwischen ihnen eine mächtige Centralspindel.

Fig. 13. Reconstructionsbild. Die Spermastrahlung (doppelt, zwei Centrosomen durch Centralspindel verbunden) hat sich sehr weit vom Spermakopf entfernt und ist nahe an den inneren Pol der zweiten Richtungsspindel vorgerückt, so dass sie mit den um denselben gruppirten Strahlen collidirt (vgl. Text).

Fig. 14. Reconstructionsbild. Spermastrahlung mit zwei Centrosomen.

Fig. 15. Reconstructionsbild. Spermastrahlung vom Spermakern entfernt.

Fig. 16. Reconstructionsbild. Spermastrahlung mit zwei Centrosomen.

Fig. 17. Reconstructionsbild. In der Mitte Spermastrahlung mit Centrosoma.

Fig. 18. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben innerer Pol der Richtungsspindel, unten seitlich Spermastrahlung mit zwei Centrosomen.

Fig. 19. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben innerer Pol der Richtungsspindel (deutliche Sphäre um das Centrosoma), unten Spermastrahlung.

Fig. 20. Nach einem Schnitt gezeichnet. Spermastrahlung mit doppeltem Centrosoma, dem bläschenförmigen Kern vorangehend, in Collision mit der Strahlung des inneren Pols der Richtungsspindel.

Fig. 21. Reconstructionsbild. Samenfaden in toto, zwischen Kopf und Geissel zwei Centrosomen mit beginnender Strahlung.

Fig. 22. Reconstructionsbild. Samenfaden an der Ausstossungsstelle der Richtungskörper in toto eingedrungen (vgl. Text).

Fig. 23. Nach einem Schnitt gezeichnet. Eikern mit Strahlung, unten Spermastrahlung mit Centrosoma.

Fig. 24. Reconstructionsbild. Oben 2 Richtungskörper mit Zwischenkörpern, dann Eikern mit nach links (vom Leser gedacht) gelegenem Rest der Eikernstrahlung, dann Spermakern mit doppelter Strahlung.

Fig. 25. Reconstructionsbild. Oben zwei Richtungskörper, dann Eikern mit Resten der Eikernstrahlung (zur linken Seite des Lesers), dann Spermakern mit vorangehender Strahlung.

Fig. 26. Reconstructionsbild. Oben die beiden Richtungskörper, dann Zwischenkörper, dann Eikern mit Strahlung, dann Spermakern mit Strahlung, deren Centrum vom Kern verdeckt wird.

Fig. 27. Reconstructionsbild. Oben zwei Richtungskörper mit Zwischenkörper und Resten der Centralspindel. Eikern mit Strahlung (zur linken Seite des Lesers), rechts Spermakern mit vorangehender Strahlung.

Fig. 28. Reconstructionsbild. Oben dunkler Zwischenkörper, Eikern mit Resten der Eikernstrahlung, Spermakern mit mächtiger Strahlung, deren Centrum unmittelbar dem Kern anliegt.

Fig. 29. Reconstructionsbild. R. Sp. = I. Richtungsspindel. Sp. Str. = Spermastrahlung, die sehr weit vom Spermakern sich entfernt hat, gegen Mitte des Zellleibes vorgedrungen ist und dadurch die Strahlung des inneren Pols der Richtungsspindel zum Ausweichen gezwungen hat.

Fig. 30. Reconstructionsbild. Oben Eikern, unten Spermakern. Die doppelte Strahlung nähert sich ihrer definitiven Lage in der Copulationsebene.

Fig. 31. Reconstructionsbild. Oben zwei Richtungskörper, dann Eikern, dann Spermakern. Die Strahlung ist doppelt, die beiden Strahlensysteme (mit einer deutlichen Sphäre um das Centrosoma) fangen an sich zu entfernen.

Fig. 32. Reconstructionsbilder. Fig. 32a Spermakern, Fig. 32b II. Richtungskörper und Eikern. Die Strahlungen 34a und 34b würden das Bild der Fig. 31 ergeben. Die Kerne sind durch die mächtigen Strahlen eingebuchtet.

Fig. 33a. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben zwei Richtungskörper, dann Eikern, dann Spermakern. Zu beiden Seiten, der Copulationsfläche entsprechend, in der Einsenkung je eine kleine Strahlung mit Centrosoma.

Fig. 33b. Nach einem Schnitt gezeichnet, der unmittelbar dem Schnitte Fig. 33a folgte. Oben Richtungskörper mit Zwischenkörper, Stücke des Ei- und Spermakerns.

Fig. 34. Reconstructionsbild (der Kerne). Oben zweiter Richtungskörper, dann Eikern, dann Spermakern. Zur linken Seite (des Lesers) neben dem Spermakern eine in Abnahme begriffene Strahlung (vergl. Text).

Fig. 35. Nach einem Schnitt gezeichnet. Furchungsspindel, Mutterstern.

Fig. 36. Nach einem Schnitt gezeichnet. Diasterstadium der Furchungsspindel, oben Zwischenkörper nach der Ausstossung des II. Richtungskörpers zurückgeblieben.

Fig. 37. Nach einem Schnitt gezeichnet. Diasterstadium der Furchungsspindel. Auf beiden Polen haben sich bereits die Centrosomen getheilt, zwischen ihnen je eine Centralspindel. Oben Zwischenkörper, nach der Ausstossung des II. Richtungskörpers zurückgeblieben.

Fig. 38. Nach einem Schnitt gezeichnet. Die beiden ersten Furchungszellen angeschnitten.

Sämmtliche Figuren sind mit Seiberts Apochrom. Homog. Immers. 2 mm. 1,30, Ocular 4 vermittelst des Zeichenapparats entworfen. Zur genaueren Untersuchung diente Zeiss Apochr. homog. Immersion 2,00 mm. 1,30, Ocular 4, 6, 8.

Nochmals zur Reductionsfrage.

Von

J. Rückert,

Professor der thierärztl. Hochschule in München.

In zwei der Reductionsfrage gewidmeten Arbeiten (11 u. 12) habe ich unter anderem auch die Publikationen einiger Zoologen der Freiburger Schule kritisch besprochen. Von diesen Autoren haben zwei, Häcker (13) und vom Rath (14), mir im Laufe dieses Jahres in dieser Zeitschrift erwidert und zwar der letztere in ziemlich scharfer Tonart, die mich zu einer Replik nöthigt. Häcker's Antwort ist viel ruhiger gehalten und nicht aggressiv,

so dass ich mich zu einer Erwiderung an ihn erst nach langem Zögern entschlossen habe und nur auf Grund der Erwägung, dass eine Klärung der Sachlage im Interesse der Leser gerade hier wünschenswerth ist.

Häcker hatte in seiner im Jahre 1893 in diesem Archive publizirten Arbeit (9), seiner letzten, die vor meinen eigenen Untersuchungen erschienen war, für Cyclops strenuus bekanntlich einen „doppelten Eireifungsmodus" aufgestellt. Der eine Modus sollte bei eiersacklosen Weibchen („erstgebärenden") sich finden, der zweite bei eiersacktragenden („mehrgebärenden"). Ich habe nun auf Grund eigener Untersuchung des gleichen Objektes gegen beide Reifungstypen mich ablehnend verhalten. Ueber denjenigen der „mehrgebärenden" kann ich hier ganz kurz hinweggehen, weil Häcker selbst in seiner Entgegnung an mich (13, p. 244) zugiebt, dass seine „diesbezüglichen Bilder für die angenommene Entstehungsweise der Vierergruppen nicht vollkommen beweiskräftig sind, da" ihm „die späteren Reifungsstadien fehlen". Er sagt dann, dass seine früher gegebenen Bilder im Wesentlichen jedoch richtige seien und schliesst: „ich möchte aber nicht eher auf eine Diskussion dieses eigenartigen Falles eingehen, bevor mir nicht Gelegenheit geboten ist, jene Lücke auszufüllen, oder sich irgendwo etwas Analoges aufgefunden hat". Da eiersacktragende Weibchen von Cyclops str. leicht in grösster Menge zu beschaffen sind, so werden wir wohl erwarten dürfen, dass Häcker uns demnächst den von ihm aufgestellten Reifungsmodus der Mehrgebärenden näher vorführt, beziehungsweise, wenn ihm dies nicht möglich sein sollte, denselben zurückzieht.

Die Eireifung bei eiersacklosen Strenuusweibchen war von Häcker zuletzt (9, p. 461 u. 485) in folgender Weise aufgefasst worden. In den Ovidukteiern des genannten Copepoden, welcher die Normalzahl von acht Chromosomen besitzen soll, zerlegt sich der längsgespaltene, ursprünglich continuirliche Chromatinfaden durch Quertheilung zunächst in vier Doppelfäden. Diese erfahren eine winklige Knickung, so dass sie Figuren eines römischen *W* oder eines doppelten *V* bilden. Sie sollen den Vierergruppen der reifenden Sexualzellen anderer Thiere entsprechen, aber beim eiersacklosen C. strenuus nicht in die erste Reifungsspindel eintreten, wie das stets die Vierergruppen thun. Vielmehr zerfallen

sie vorher, indem an den Scheiteln des Doppelwinkels ein Durchbruch erfolgt, in je zwei Paare von Fäden. Die letzteren sind die für Cyclops so charakteristischen „Doppelstäbe", die bei Häcker's C. strenuus in der Achtzahl vorhanden sind, und um deren Bedeutung und weiteres Schicksal sich der Streit zwischen uns dreht. Häcker hatte in seiner erwähnten Arbeit (9, p. 485) über dieselben gesagt: Es wäre zu erwarten, dass die vier durch Durchbruch eines Doppelwinkels entstehenden Stäbchen zunächst eine bündelweise Zusammenlagerung in Form von „Vierergruppen" zeigen. „Dies habe ich", so fährt er fort, „allerdings niemals gesehen, es findet vielmehr sehr rasch ein Auseinanderfallen der Bündel in zwei Paare von Stäbchen (in zwei Doppelstäbchen) statt." Damit stimmen denn auch seine früher gegebenen Abbildungen überein, welche uns diese Doppelbildungen bei Cyclops stren. und signatus theils noch im Zustande der Fäden, theils schon zu Stäben verkürzt, vorführen (Nr. 1 Stad. A, Nr. 9 Fig. 86, Fig. 9 u. 10) und auf das deutlichste zeigen, dass die Doppelstäbe nicht zu Viererbündeln vereint, sondern getrennt sind und unregelmässig im Keimbläschen verstreut liegen. Ich möchte auf jene frühere Darstellung schon hier nebenbei hinweisen, gegenüber einer Schwenkung, welche Häcker neuerdings bei seiner Erwiderung in Bezug auf diesen Punkt macht. Doch davon später. Vorerst handelt es sich um das weitere Verhalten der 8 Doppelstäbe. Nach Häcker's früheren Angaben sollten bei der ersten Richtungstheilung 4 Doppelstäbe in den ersten Richtungskörper gelangen, 4 im Ei verbleiben, und in der zweiten Spindel sollten je 4 Einzelstäbe an die Pole sich begeben, und somit das reife Ei vier Chromosomen erhalten, welche reduzirte Zahl sich bei der Befruchtung wieder zur Vollzahl acht ergänzen würde.

Ein solcher Reifungsvorgang würde, ebenso wie der von Ishikawa für Diaptomus beschriebene, wie ich in meinen Arbeiten hervorgehoben habe, in einem wesentlichen Punkt von allen sonstigen zuverlässigen Beobachtungen abweichen, denn diese, so sehr sie auch im Einzelnen differiren mögen, haben das gemeinsame Resultat ergeben, dass stets die 4 in den zwei Reifungstheilungen zur Trennung gelangenden Chromosomen unter sich ihren Zusammenhang bewahren, bis sie im Aequator der Reifungsspindeln von einander geschieden werden. Mit an-

dern Worten, es treten immer nur Vierergruppen in den Aequator ein, nicht selbständige Chromosomen, seien es nun einfache, wie bei Ishikawa oder längsgespaltene Fäden, wie bei Häcker. Ich habe ferner hervorgehoben, dass ohne diese Einrichtung auch der Mechanismus der Theilung unverständlich wäre und habe vor allem auf die Konsequenzen aufmerksam gemacht, welche sich aus jenem von Häcker und in etwas anderer Weise von Ishikawa aufgestellten Reifungsmodus für die Auffassung der Reduktion im Sinne Weismann's ergeben.

Meine eigene Untersuchung (11) zeigte denn auch, dass die Reifung bei Cyclops in wesentlich anderer Weise verläuft: Die Doppelstäbe, aus feinen, sich überkreuzenden Doppelfäden durch Concentration des Chromatins hervorgegangen, zeigen eine einmalige Gliederung der Quere nach und stellen die bekannten Vierergruppen, nicht zweiwerthige Elemente dar. Ihre Zahl beträgt auch dementsprechend die Hälfte von der Normalzahl der Chromosomen, und müssen daher bei Häcker's Cyclops, welcher 8 Doppelstäbe im Keimbläschen zeigt, in der zweiten Richtungstheilung nicht 4, sondern 8 Chromosomen in das reife Ei gelangen. Ebenso kann die Normalzahl bei dieser Spezies nicht 8 Chromosomen betragen, wie Häcker nach Befunden in den Furchungskernen angiebt, sondern 16, und endlich werden die vierwerthigen Doppelstäbe nicht unzertrennt auf die Pole der ersten Richtungsspindel vertheilt, sondern die durch Längsspaltung entstandenen Einzelstäbe. Die betreffende Angabe Häcker's war dadurch veranlasst, dass er ein Keimbläschenstadium mit eigenthümlicher Gruppirung der Doppelstäbe für eine Tochterphase der ersten Richtungstheilung angesehen hatte. Auf diesen Irrthum hatte ich den Schwerpunkt[1]) meiner Kritik gelegt, weil

1) Ich hatte in meinen Arbeiten noch den Verdacht ausgesprochen, dass sich Häcker auch bezüglich der weiteren Reifungsstadien getäuscht habe und dass diejenigen Bilder, die er als zweite Richtungsspindeln und Vorbereitungen zu solchen angesehen hatte, erste Spindeln in Pol- und Seitenansicht seien (vergl. das Uebersichtsbild der Fig. 17 in Nr. 9). Obwohl ich auf dieses Versehen keinen weiteren Nachdruck gelegt hatte, da auch ohne dasselbe der von Häcker beschriebene Reifungsmodus hinfällig war, muss ich dasselbe doch nochmals berühren, da Häcker in seiner Erwiderung an mich seine frühere Deutung bezüglich dieses Punktes festhält und mittheilt, dass er bei einer Nachuntersuchung in mehreren Fällen den bisher ver-

ich in ihm psychologisch den Ausgangspunkt für alle weiteren Fehler sah. Wenn er die Doppelstäbe an die Pole der ersten Richtungsspindel wandern liess, was er schon in seiner ersten Publikation that, so konnte er sie später, als er auf die Vierergruppen mehr Gewicht zu legen begann, natürlich nicht als solche erkennen; daher suchte er die letzteren an anderer Stelle, in seinen vier „Doppelwinkeln“[1]), und liess sie vor der Reifung in Zweiergruppen zerfallen. Damit hängen auch die irrthümlichen Zahlenangaben für die Chromosomen zusammen.

Häcker giebt mir nun in seiner Erwiderung seinen Irrthum bezüglich des von mir in den Vordergrund gestellten Keimbläschenstadiums zu (13, p. 222 Anmk.) und damit fällt sein bisheriger Eireifungsmodus auseinander. Ich könnte nun ruhig abwarten, bis er die Glieder der zerrissenen Kette wieder zu einem Ganzen vereinigt, was ihm freilich nicht gelingen wird, ausser er acceptirt den von mir geschilderten Reifungsvorgang. Indessen versucht er, seinen früheren Standpunkt trotzdem „festzuhalten“, dies aber nöthigt mich, etwas näher zu untersuchen, worin dies Festhalten besteht.

Zuvörderst gesteht er mir zu, dass die Reifung an meinem Material so verläuft, wie ich sie dargestellt, ja er beschreibt sogar selbst jetzt im Wesentlichen den gleichen Vorgang in ausführlicher Weise und mit zahlreichen schönen Abbildungen für Canthocamptus. Aber bei seinem tümpelbewohnenden Cyclops strenuus soll die Reifung anders vor sich gehen, als bei meinem pelagischen. Das gäbe mit dem Modus des „mehrgebärenden“ C. strenuus, dessen nähere Be-

missten ersten Richtungskörper gefunden habe. Beim nochmaligen Durchlesen seiner früheren Arbeiten finde ich nun eine Stelle, an welcher er dem von mir (12, p. 539) angezweifelten Präparat gerade nicht das Zeugniss von besonderer Klarheit ausstellt. Er sagt nämlich (9, p. 469), dass „in anbetracht der tiefen, diffusen Färbung des betreffenden Präparates eine Täuschung“ über das Vorhandensein eines Richtungskörpers „nicht auszuschliessen“ sei. Ich möchte daher vorläufig meine bisherige Ansicht auch bezüglich der zweiten Richtungstheilung Häcker's festhalten, namentlich, weil sich dieselbe, abgesehen von dem fraglichen ersten Richtungskörper, noch auf verschiedene andere triftige Gründe stützt.

1) Diese Doppelwinkel sind, wenn ihre Zahl wirklich vier beträgt, sicher höherwerthige Fadenstücke und repräsentiren bei Häcker's Cycl. stren. das Material von acht Vierergruppen.

schreibung noch aussteht, im ganzen drei Eireifungsmodi für ein und dieselbe Species! Ich möchte daher gleich von vornherein erklären, dass auch ich einige tümpelbewohnende Cyclops-Arten untersucht und bei ihnen dieselbe Reifung gefunden habe, wie bei meinem pelagischen Material.

Und nun sehen wir uns diesen Reifungsmodus des „tümpelbewohnenden" C. stren. in Häcker's neuester Darstellung etwas näher an (13, p. 240). Es sollen hier Vierergruppen durch „Winkelbildung" entstehen, d. h. die aus den Doppelfäden hervorgegangenen „Doppelwinkel" brechen an den Ecken durch und ihre Stücke bilden vier parallel gelagerte Stäbchen. Die vier Abbildungen von Häcker's Figur 67 III stellen den Vorgang in klarer Weise dar, und lässt speziell das Keimbläschen von III c keinen Zweifel an der Auffassung des Verfassers. Ich muss nun zunächst darauf hinweisen, dass diese Auffassung von seiner früheren (Nr. 9, p. 485) in einem recht wesentlichen Punkte abweicht[1]). Denn er führt uns jetzt Bündel von 4 Stäben bei C. strenuus vor, während er vordem gesagt hatte, dass er solche hier „niemals gesehen", sondern, dass sofort ein Auseinanderfallen in je 2 Stäbchen stattfinde. Gerade gegen diese Zweiergruppen des Keimbläschens aber hatten sich meine Angriffe gerichtet. Gegen die jetzt dargestellten Viererstäbchen, die zu Viererkugeln sich verkürzen, würden selbstverständlich die von mir geltend gemachten Bedenken, soweit sie theoretischer Natur waren, in Wegfall kommen. Aber selbst mit dieser neuesten Modifikation kann ich den Reifungsmodus nicht anerkennen und zwar aus sachlichen Gründen: Ich habe die bewussten Stäbchenbündel trotz meiner ausgedehnten Untersuchungen bei Copepoden niemals beobachtet. Deshalb habe ich mir beim Anblick von Häcker's Figur 67 III c, welche diesen „Typus" der Viererbildung jetzt darstellt, die Frage vorgelegt: hat Häcker so etwas bei C. strenuus wirklich gesehen, oder will er nur durch ein Schema die Vorstellung versinnlichen, die er sich von dem Vorgang gebildet hat? Die Abbildung sieht nicht wie ein Schema aus, so wenig wie die übrigen Keimbläschen der Figur 67, und in der Figurenerklärung ist sie auch nicht als solches bezeichnet, während hier andere Schemata ausdrücklich als halbschematisch eingeführt werden. Von einem anderen, mir unbekannten Objekt kann die Abbildung auch nicht gut entlehnt sein, denn

1) Vergl. oben p. 388.

in der Figurenerklärung wird gerade C. strenuus als Beispiel dieses Reifungstypus genannt und die vorhergehende Phase desselben Typus, Fig. 67 IIIb, stammt auch von diesem Objekt. Eine Lösung dieses Räthsels brachte mir die weitere Lektüre der Arbeit. Hier sagt Verfasser auf p. 241, unmittelbar nachdem er erklärt hat „vollkommen an der Richtigkeit seiner Beobachtungen und ihrer Deutung festhalten zu wollen", dass „gewisse Verhältnisse" „die Vorkommnisse als nicht ganz normal erscheinen lassen". Nach dieser Erklärung wird es mir auch beim besten Willen unmöglich, den Eireifungsmodus des tümpelbewohnenden C. strenuus noch weiter zu diskutiren, denn wenn derselbe nur in Bruchstücken vorliegt, und das einzige, noch greifbare Fragment, die Entstehung von Viererstäbchen durch Winkelbildung eine „Variante abnormer Natur" (13, p. 241) ist, dann frage ich: was bleibt eigentlich von dem Ganzen noch übrig?

Nachdem ich gezeigt habe, dass ein besonderer Eireifungsmodus des tümpelbewohnenden C. strenuus nicht nachgewiesen ist, wird die Parallele, welche Häcker zwischen diesem angeblichen Vorgang und einem auch bei Canthocamptus von ihm gefundenen „zweiten Entwicklungsmodus" zieht (13, p. 243), von selbst hinfällig, und könnte ich daher mit Stillschweigen über sie hinweggehen. Indessen die Hypothesen, deren der Verfasser sich hierbei bedient, scheinen mir nicht ganz unbedenklicher Natur, weil sie geeignet sind, Verwirrung zu stiften, und deshalb möchte ich im Interesse der den Reifungsfragen ferner Stehenden etwas näher auf die Sache eingehen:

Häcker hat die gewiss beachtenswerthe Beobachtung gemacht, dass bei Canthocamptus der längsgespaltene, continuirliche Chromatinfadenknäuel sich nur in einem Theil der Fälle direkt in die 12 Vierergruppen der ersten Richtungsspindel durch Quertheilung zerlegt (= „erster Entwicklungsmodus") und dass mindestens ebenso oft diese Segmentirung sich lange hinauszögert und umständlicher verläuft. Bei diesem letzteren, „zweiten Entwicklungsmodus" entstehen nämlich zuerst durch einmalige Quergliederung zwei Doppelfäden oder lange Doppelstäbe, deren jeder erst nach längerem Bestand und auf Umwegen in seine 6 Vierergruppen sich weiter segmentirt. Der Verfasser nennt diese zwei Doppelstäbe „Vierergruppengerüst", wogegen sich nichts einwenden lässt, er bezeichnet sie aber auch als „provisorische Vierergruppe", in-

dem er die zwei Doppelstäbe zusammen mit der in der Einzahl vorhandenen Vierergruppe bei Ascaris meg. univalens und einiger anderer Würmer vergleicht. Er stellt sich vor, dass bei Canthocamptus phylogenetisch „gewissermaassen der Versuch gemacht wird, das gesammte Chromatin in einer einzigen Vierergruppe zu concentriren", ein Vorgang, der bei einigen Würmern, z. B. Ascaris univalens, als bereits abgelaufen zu denken wäre. Man dürfe annehmen, „dass in dieser Concentrirung irgend etwas Vortheilhaftes gelegen ist. Von diesem Gesichtspunkte aus liesse sich vielleicht die Bildung der „provisorischen Vierergruppe" bei Canthocamptus als ein phylogenetischer Neuerwerb verstehen". Meines Erachtens wäre als Unterlage dieser Hypothese zum mindesten der Nachweis erforderlich, dass bei Canthocamptus ab und zu, meinetwegen in seltenen Ausnahmefällen, die 4 langen Stäbe einmal als solche, d. h. ohne vorher in ihre Vierergruppen sich zu segmentiren, auf die Pole der Richtungsspindeln vertheilt würden, wie die Chromosomen von Ascaris. Das hat aber Häcker, wie er selbst sagt, nie beobachtet. Der Vergleich stützt sich vielmehr allein auf die Uebereinstimmung hinsichtlich der Zahl vier. Bei Ascaris univalens und einigen anderen Würmern sind vor der ersten Reifungstheilung vier Chromatinstäbe beobachtet worden, welche durch die zwei Reifungstheilungen geschieden werden, also eine einzige Vierergruppe repräsentiren; bei Canthocamptus zerfällt der längsgespaltene Fadenknäuel, anstatt sich sofort in seine 12 Vierergruppen zu segmentiren, für eine Zeit lang in nur 2 Querstücke, das macht in Summa ebenfalls vier Fadenstücke, folglich, so schliesst Häcker, ist es erlaubt, die letzteren vier Fäden mit den ersteren in phylogenetische Beziehung zu setzen und anzunehmen, dass die 12 Vierergruppen von Canthocamptus im Begriff sind, sich zu einer einzigen Vierergruppe zu verdichten. Dass diese Hypothese ziemlich stark in der Luft schwebt, wird man wohl kaum bestreiten, doch würde dies für mich keine Veranlassung gewesen sein, sie kritisch zu beleuchten, denn warum soll ein Forscher an seine Beobachtungen auch nicht einmal eine gewagtere Speculation anknüpfen? Aber in diesem Falle hat die Sache doch einiges Bedenkliche. So kann man es erstens nicht gut heissen, wenn der klare und wohlumschriebene Begriff „Vierergruppe", welcher bisher für den Complex

der vier, in den Reifungstheilungen zur Trennung gelangenden Chromatinstücke gebraucht wird, unnöthigerweise erweitert oder, richtiger gesagt, verwischt wird. Das letztere geschieht aber, sobald er, wenn auch mit dem Zusatz „provisorisch", für eine ganz anderswerthige Chromatinverbindung, nämlich für ein Complex von Vierergruppen verwendet wird. Eine „provisorische" Vierergruppe muss doch immer eine Vierergruppe sein (siehe die obige Definition). Das ist aber die Häcker'sche nicht, sondern sie ist etwas, das man sich möglichst hüten sollte, mit einer Vierergruppe zu verwechseln.

Das zweite Bedenken, welches ich habe, ist, dass Häcker auf jene eine, schon höchst schwach fundirte Hypothese noch eine weitere aufbaut. Er nimmt an, dass auch die von ihm als Vierergruppen aufgefassten Doppelwinkel seines Cyclops strenuus ihrem morphologischen Werthe nach keine gewöhnlichen Vierergruppen seien, sondern eben solche „provisorische", wie er sie für den zweiten Reifungsmodus von Canthocamptus statuirt hatte, obwohl dieselben bei Cyclops nach Häcker's eigener Beschreibung gar nicht einmal in Vierergruppen sich segmentiren. Als ich dies las, glaubte ich schon, Häcker wolle sich ganz zu meiner Auffassung bekehren, nach welcher (s. oben p. 390, Anm.) seine vier Doppelwinkel zusammen in der That das Material für 8 Vierergruppen enthalten. Aber darauf geht er nicht aus, wie gleich erhellen wird. Sehen wir uns nämlich nach dem Beweis für diese neue Annahme um, so besteht derselbe in folgender Schlussfolgerung: Bei Cyclops strenuus enthalten die Einzelstäbe, welche nach Durchbruch der Doppelwinkel entstehen, je 6 „Pfitzner'sche Körner", und die Einzelstäbe von Canthocamptus, Modus II, lassen auf einer gewissen Segmentationsstufe ebenfalls 6 Unterabtheilungen erkennen. Also wieder ist es diese ganz nebensächliche, zufällige Zahlenübereinstimmung der in den beiderlei Stäben enthaltenen Quergliedern welche Häcker zu einer Homologisirung dieser Stäbe selbst veranlasst, obwohl doch die Stäbe sowohl wie ihre Querglieder in beiden Fällen einen total verschiedenen Werth besitzen: Ein Stab von Cyclops geht nach Häcker's eigener Auffassung ungetheilt schliesslich in das reife Ei über, er ist also ein Chromosoma, und seine Querglieder sind Mikrosomen; ein Stab von Canthocamptus dagegen zerfällt mit seinem Schwesterstab zusammen in 6 Vierergruppen, repräsentirt also für sich allein 6 Zweiergruppen = 2×6 Chromosomen, jedes seiner

6 Querglieder hat den Werth einer Zweiergruppe, d. h. von 2 ganzen Chromosomen. Für die Durchführung des Vergleiches ist dann noch die weitere Hilfshypothese nöthig, dass ein „Pfitzner'sches Korn" von Cyclops „zweiwerthig" ist, obwohl auch hiervon nichts zu sehen. Alles dies stört Häcker nicht im Geringsten, und er gelangt zu dem Schluss, dass sein tümpelbewohnender Cyclops in jedem Doppelstab sechs, in jedem Doppelwinkel zwölf „definitive Vierergruppen", im Ganzen also deren 48 besitzt und somit die Normalzahl von 96 Chromosomen führt!

Auf Grund dieses doch gewiss recht luftigen Hypothesengebäudes stellt dann Häcker den gesperrt gedruckten Satz gegen mich auf: dass der Unterschied zwischen den beiden Eireifungsmodi von Cyclops sich mit Unterschied zwischen den zwei Eireifungstypen von Canthocamptus im wesentlichen decke, ein Satz, der, wie oben bemerkt, schon von vornherein hinfällig ist, weil zwei Eireifungsmodi für Cyclops str. überhaupt nicht nachgewiesen sind.

Ich habe im Vorstehenden gezeigt, dass es Häcker in seiner neuesten Arbeit nicht gelungen ist, seinen bisherigen Standpunkt mir gegenüber aufrecht zu erhalten. Wer freilich ohne nähere Bekanntschaft mit den einschlägigen Fragen nur die Einleitung jener Abhandlung liest, kann den Eindruck erhalten, als hätte ich in meinen früheren Arbeiten die seinigen zwar kritisirt, aber doch im Grunde bestätigt und noch obendrein eine Konfusion[1]) bezüglich des Reductionsbegriffes mir zu schulden kommen lassen. Wer sich weiter in jenen Aufsatz vertieft, wird allerdings erkennen, dass die Sache wesentlich anders liegt, aber er wird, falls er dem Gegenstand nicht nahe steht, leicht zu einer anderen, ebenfalls unrichtigen Vorstellung gelangen: ich bin überzeugt, dass mancher Leser angesichts dieser verschiedenen Eireifungsmodi bei nahen Verwandten, ja sogar innerhalb der gleichen Species, und angesichts der damit verknüpften hypo-

1) Ich hatte in meiner ersten Arbeit wiederholt von „Vierergruppen in reducirter Anzahl" gesprochen, was Häcker beanstandet. Diese Ausdrucksweise, die übrigens im Zusammenhang meiner Darstellung absolut nicht misszuverstehen war, hatte ich nur der Kürze wegen gebraucht, statt des umständlichen Passus „Vierergruppen in einer Zahl, welche die Hälfte beträgt von der Normalzahl der Chromosomen der betreffenden Species". Es ist mir recht lieb, dass Häcker an meiner Arbeit sonst nichts zu corrigiren findet, als jenen Ausdruck.

thetischen Deutungen, in welchen die Grenzen zwischen Vierergruppen und höher werthigen Fadenstücken, zwischen Chromo- und Mikrosomen sich verwischen, zurückschreckt und resignirt sagt: „die Reifungsfrage ist jetzt so complicirt und verwickelt geworden, dass man kaum mehr folgen kann, wenn man nicht selbst auf dem Gebiete thätig ist". Dem gegenüber schien es mir am Platze, zu zeigen, dass die Frage gerade auf dem umstrittenen Gebiete der Copepoden augenblicklich recht einfach liegt. Es ist hier im Grunde nur ein einziger Reifungsmodus vorhanden, nämlich derjenige, bei welchem die Vierergruppen in Form von quertheiligen (zweiwerthigen) Doppelstäben = = auftreten; eine Modifikation des Vorganges, die bei einem Theil der Copepoden vorkommt, besteht darin, dass die beiden (zweiwerthigen) Einzelstäbe mit ihren freien Enden unter einander eine Zeit lang verlötet bleiben, indem sie <> einen Ring bilden. Hält jemand den Unterschied für bedeutend genug, um deshalb einen besonderen Reifungstypus zu statuiren, so bleibt das schliesslich seinem Belieben anheimgestellt. Wenn, wie wir einmal hoffen wollen, bei der Untersuchung weiterer Thiergruppen keine grösseren Differenzen in der Reifung zum Vorschein kommen, als die genannte, so können wir uns ja den Luxus eines besonderen Typus hier erlauben. Ein dritter Typus durch „Winkelbildung" ist für Copepoden nicht nachgewiesen und existirt auch meiner Ansicht nach hier nicht. Ob er bei anderen Thierformen, z. B. bei Carinaria und eventuell auch bei Ascaris vorkommt, bedarf noch des Beweises, wäre aber ganz gut möglich. Will Häcker diesen Reifungstypus für Cyclops noch weiterhin aufrecht erhalten, so möchte ich ihn bitten, den Vorgang in extenso und nicht bloss in ein paar Bruchstücken vorzulegen und ihn durch die Thatsachen [1]) und nicht durch Spekulationen zu erhärten; das nothwendige Material, die vorbereitenden Reifungsstadien und auch die erste Richtungsspindel sind bei eiersacklosen Cyclops-Weibchen nicht schwer zu erlangen.

1) Es wird dann auch die von mir bisher gar nicht weiter urgirte Frage ihre Erledigung finden, ob der tümpelbewohnende Cycl. str. sich durch seine Chromosomenzahl von dem pelagischen unterscheidet.

Was nun vom Rath anlangt, so kommt derselbe am Schlusse seiner gegen mich gerichteten Polemik (14) zu dem betrübenden Resultat: er habe sich davon überzeugt, „dass mancher unparteiische Leser des Rückert'schen Referates über die Leistungen der Autoren auf dem Gebiete der Reductionsfrage keineswegs das richtige Bild gewonnen hat". Wenn wir nun fragen, was für Autoren hier gemeint sind, so werden in der sehr eingehenden Erwiderungsschrift vom Rath's die Namen Brauer, Henking, Ishikawa, Häcker und sein eigener, der letztere allerdings in ganz überwiegendem Maasse, genannt. Und zwar zeigt sich, dass in dem Urtheile über die Arbeiten der drei erstgenannten Forscher vom Rath mit mir vollständig übereinstimmt. Bezüglich der Meinungsdifferenz zwischen Häcker und mir will sich vom Rath allerdings „einstweilen kein entscheidendes Urtheil erlauben" (p. 234), aber er theilt doch mit, dass er bei demjenigen Objekt, um welches allein der Streit zwischen Häcker und mir sich dreht, bei Cyclops, einerseits Alles so gefunden habe, wie ich es beschrieben hatte, und dass er andererseits diejenigen Reifungsmodi Häcker's, welche ich angezweifelt hatte, ebenfalls nicht gesehen habe. Mehr kann ich gar nicht verlangen und so bleiben denn nur vom Rath's eigene Arbeiten, die ältere über Gryllotalpa (3, 5) und die spätere über Salamandra (10), übrig.

Gegen die erstere Arbeit hatte ich den Einwand gemacht, dass sie einen für die Reduktionsfrage entscheidenden Punkt, die Entstehung der Vierergruppen, nicht beweise. Bezüglich seiner Abbildungen giebt mir vom Rath (14, p. 181) jetzt selbst zu, dass sie die Entstehung der Ringe und Vierergruppen „nicht in unzweideutiger Weise beweisen". Mit diesem Zugeständnisse kann ich mich ja einigermaassen zufrieden erklären und brauche ich daher die einzelnen von mir gegen die Figuren gemachten Einwände nicht nochmals anzuführen. Nur möchte ich einen Punkt kurz richtig stellen, in welchem ich missverstanden worden bin. Es ist mir nicht eingefallen, an die Möglichkeit von vier ineinander geschachtelten Ringen bei Gryllotalpa zu denken, wie vom Rath (14, p. 187) meint. Der betreffende Einwand von mir (11, p. 282) bezieht sich lediglich auf die Entstehung der Viererstäbe aus den Ringen und ist ganz unabhängig von dem Einwurf, welchen ich vorher

gegen die Genese der Ringe selbst erhoben hatte. Ich wollte mit dem zweiten Einwand nur darthun, dass die Bildung der Viererkugeln selbst dann noch nicht erwiesen ist, wenn man auch die Entstehung ihrer Vorläufer, der Ringe, im Sinne vom Rath's acceptirt.

vom Rath stellt nun in seiner Erwiderung die Sache so dar, als hätte ich mich allein gegen seine Figuren gewendet. Das ist nicht richtig. Meine Einwände gegen die Entstehung der Ringe sowohl, wie der Viererkugeln, beziehen sich ausdrücklich auch auf den Text. „Der Text springt von den Chromatinstäben gleich zu den fertigen Ringen über", hatte ich auf p. 280 (Nr. 11) gesagt, und auf den folgenden Seiten hatte ich mit demselben Rechte bemängelt, dass über die Entstehung der Viererkugeln aus den Ringen nichts weiter angegeben wird, als „sie haben sich aus ihnen herausdifferenzirt", während doch Jedermann sofort fragen wird: Wie haben sie sich „herausdifferenzirt"? Ich verstehe nicht, dass vom Rath angesichts seiner, gewiss doch recht dürftigen oder, wenn man will, summarischen Beschreibung der Vierergruppenbildung, sich in seiner Erwiderung auf den Text beruft und ausruft: „Wozu ist denn eigentlich der Text da?" Ich antworte darauf, dass der Text sicherlich nicht dazu da ist, dass man sich in ihm bei einer so wichtigen Frage gerade über die entscheidenden Stadien völlig ausschweigt, zumal, wenn dieselben in den Figuren nicht dargestellt sind. Wenn vom Rath dann weiter behauptet, ich hätte seine Angaben einfach hinnehmen müssen, wenn er seiner Arbeit gar keine Figuren beigegeben hätte, so ist dies eben mit Rücksicht auf seine unvollständige textliche Beschreibung hinfällig. Uebrigens kann selbstverständlich eine Arbeit auch ohne die Zugabe von Abbildungen ganz überzeugend sein, wenn aber der Autor seinen Text einmal durch Figuren illustrirt und dabei gerade diejenigen weglässt, welche für einen bestimmten Punkt entscheidend sind, so macht man ihm mit Recht den Einwand, dass er den betreffenden Punkt nicht bewiesen habe, ausser es ist im Text das Versäumte nachgeholt.

Freilich scheint zwischen vom Rath und mir eine ziemlich tiefgehende Meinungsverschiedenheit zu bestehen über das, was man einen Nachweis nennt. Ich ersehe dies aus einer Bemerkung, welche er auf Seite 187 macht und in welcher er sagt:

mein Einwand, es könne eine zweite Längsspaltung des Chromatins übersehen worden sein, scheine ihm der schwächste von allen, und könne allen übrigen Autoren, die nur eine einzige Längsspaltung annehmen, also auch mir selbst, gemacht werden. Meiner Meinung nach ist gerade dieser Einwand einer der gewichtigsten gewesen und musste er unbedingt allen denjenigen Forschern gemacht werden, welche eine lückenhafte Entwicklungsreihe vorgelegt hatten, weil in den nicht beobachteten Stadien alles Mögliche, so auch eine zweite Längsspaltung, am Chromatin ablaufen kann. Es ist klar, dass nur eine continuirliche Beobachtungsreihe hier vor Irrthümern schützen kann. Diese Einwendung habe ich nicht etwa nur Anderen, sondern auch mir selbst gemacht und deshalb meine Untersuchungen bei Selachiern (6 u. 7), auf die ich viel Mühe und Zeit verwendet hatte, nicht für bestimmte Schlussfolgerungen bezüglich der Art des Reduktionsvorganges zu verwerthen gewagt, obwohl ich einfach gespaltene Fäden durch die ganze, lang dauernde Wachsthumsperiode des Keimbläschens hindurch verfolgt hatte. Dass über den Reifungsvorgang absolut noch nichts entschieden ist, wenn man solche Doppelfäden im Keimbläschen sieht, zeigen übrigens recht schlagend die Arbeiten Häcker's, welche trotz jener richtigen Einzelbeobachtung zu falschen Resultaten geführt haben.

Ein weiterer Vorwurf, den mir vom Rath macht (p. 188), ist der, dass in meiner Copepoden-Arbeit (11) seine „Befunde über die Reduktion in der Spermatogenese von Salamandra maculosa ganz beiläufig erwähnt" worden seien, in dem Referat (12) „allerdings etwas eingehender, dagegen werden höchst wichtige andere Befunde einfach ignorirt". In meiner Eireifung bei Copepoden" habe ich ausdrücklich gesagt, dass ich erst während des Niederschreibens derselben vom Rath's neue Abhandlung erhalten habe und dass ich hier nur einige wichtige Punkte aus derselben hervorheben wolle. Es wäre vielleicht zweckmässig gewesen, wenn ich gleich noch hinzugefügt hätte, dass in kürzester Frist ein Referat von mir erscheinen werde, in welchem jene Arbeit ausführlicher besprochen werden soll. Uebrigens habe ich schon in jener ersten Arbeit der Abhandlung vom Rath's etwas mehr als eine Druckseite gewidmet, habe sie nicht „beiläufig", sondern unter dem Kapitel: „Stellungnahme zu

den Befunden anderer Autoren" behandelt, habe sie gelobt, indem ich von ihren „werthvollen Resultaten" sprach und habe erklärt, dass mir die Deutung, welche sie von der Samenbildung des Salamanders giebt, sehr plausibel erscheine. Weiter konnte ich mich nicht engagiren, da der Verfasser das mir unbekannte Objekt selbst als schwierig bezeichnet hatte. Bald darauf habe ich in meinem Referat die Arbeit in ähnlichem Sinne und zwar auf etwa $2^1/_2$ Druckseiten (p. 343 u. 567) beurtheilt, während die Kritik der Gryllotalpa-Arbeit nur wenig mehr als eine Seite einnimmt und die wichtige Ascaris-Arbeit Brauer's (8) auf nicht ganz einer Seite abgehandelt wird! Mit den von mir „einfach ignorirten" „höchst wichtigen Befunden" sind offenbar die Angaben über die Spermatogenese von Rana gemeint (10, p. 127), welche besagen, dass bei diesem Objekte die Bildung von Vierergruppen (durch Ringe) ebenso verläuft, wie bei Gryllotalpa. Die kurze Beschreibung deckt sich in Bezug auf die Entstehung der Vierer mit der für Gryllotalpa gegebenen und hätte ich über sie nur wieder dasselbe zu sagen gehabt wie über die Spermatogenese des genannten Arthropoden. Ein hierauf bezüglicher Passus ist übrigens in meinem Referat enthalten gewesen und nur aus Versehen nachträglich in Wegfall gekommen. — Dass ich die „allgemeinen Gesichtspunkte der Untersuchungen vom Rath's sehr dürftig hervorgehoben", kann ich ebenfalls nicht finden. Ich habe seine und Häcker's Auffassung der Vierergruppenbildung auf p. 540—542 (Nr. 11) sehr ausführlich dargelegt. Ebenso habe ich mich wiederholt und eingehend (p. 535, 543 und 581) gegen die von Weismann und vom Rath vertretene Anschauung von einer anfänglichen Verdoppelung der Chromosomenzahl und zwei darauf folgenden Reduktionstheilungen gewandt und hierbei vom Rath mehrmals genannt, wenn sich auch meine Ausführungen in erster Linie selbstverständlich auf Weismann beziehen mussten. Was ich sonst noch für allgemeine Gesichtspunkte aus den Arbeiten vom Rath's hätte hervorheben sollen, weiss ich nicht, denn die Vermuthungen, die der Autor bezüglich der „Umkombinirung der Ide" hegt (10, p. 122 und 133), können wohl vorläufig unberücksichtigt bleiben, so lange sie nur Muthmaassungen und „einstweilen", wie vom Rath selbst sagt, „ebensowenig zu beweisen, wie zu widerlegen sind" (14, p. 225).

Vom Rath versucht dann, auch an meinen eigenen Untersuchungen Einiges zu kritisiren. Er spricht vorerst sein Bedauern aus, dass ich über die Theilungsperiode der Ureier keine Angabe gemacht. Ich habe nun die betreffenden Stadien wohl untersucht, aber gefunden, was auch vom Rath selbst ganz gut weiss (14, p 208), dass nämlich die Copepoden für diese Entwicklungsvorgänge ein ungeeignetes Objekt sind. Es war hier im günstigsten Fall der Nachweis zu liefern, dass Mitosen mit der halben Chromosomenzahl vorkommen, wie sie vom Rath schon an anderen Objekten mit hinreichender Sicherheit erkannt hatte und neuerdings auch bei Copepoden gefunden hat. Es ist dies Verhalten der Urgeschlechtszellen gewiss von Interesse und wird sich dasselbe in Zukunft möglicherweise[1]) als bedeutungsvoll auch für die Auffassung der Reduktion herausstellen. Zur Zeit wird unsere Anschauung über diesen Vorgang jedoch nicht wesentlich alterirt, wenn die unvollständige Segmentirung des Knäuels, die zur Bildung der Vierergruppen führt (Pseudoreduktion), etwas früher oder etwas später in der Ovogenese einsetzt[2]). Möglicherweise ist sogar das Faktum ebenso belanglos, wie das frühere oder spätere Einsetzen der Längsspaltung, in welcher Beziehung bekanntlich zwischen den verschiedenen Thieren, sogar zwischen der Ovo- und Spermatogenese desselben Thieres, Unterschiede obwalten.

Vom Rath hebt dann wiederholt (p. 197 u. 203) auch mit dem Ausdrucke des Bedauerns (p. 233) hervor, dass sich meine Untersuchungen nur bis zu der Einstellung der Vierergruppen in den Aequator der ersten Richtungsspindel erstrecken, während doch zu einer „definitiven Entscheidung der Gesammtfrage unbedingt alle Stadien" vorgeführt werden müssen. Nun hat er aber bei seinen eigenen neuesten Untersuchungen über Copepoden die zweite Richtungsspindel ebenfalls nicht beschrieben, weil er

1) Uebrigens kommen die halbzähligen Mitosen nicht allein in den Urgeschlechts-, sondern auch in den Somazellen vor, wie vom Rath gezeigt hat.

2) Vergleiche vom Rath (14, p. 232): „Wo die Reduction einsetzt, ist eine Frage, über welche man sich streiten kann, welche aber eigentlich ziemlich gleichgültig ist, da die Hauptsache die ist, wo kommt die Reduction zum Vollzug".

das schwer zu beschaffende Stadium überhaupt nicht gesehen hat. Das verursacht ihm jedoch in diesem Falle keine Bedenken, vielmehr spricht er sich p. 218 über diese Lücke genau in derselben, nur noch etwas bestimmteren Weise aus, wie ich selbst, indem er bemerkt: „Man kann mit gutem Gewissen aus Analogiegründen annehmen, dass die zweite Theilung ebenso verläuft wie sie bei sämmtlichen anderen gut untersuchten Objekten in bester Uebereinstimmung von allen Autoren geschildert wurde.“ Also kann man doch bei dem heutigen Stande unseres Wissens von der zweiten Reifungstheilung für die Entscheidung der Reduktionsfrage absehen, vorausgesetzt, dass man deutliche Vierergruppen vor sich hat? Oder ist dies nur vom Rath erlaubt, und mir nicht? Uebrigens habe ich jene späteren Stadien der Reifung, bis zur vollendeten Einstellung der Chromosomen in den Aequator der zweiten Richtungsspindel, wenn ich von letzterer auch nur wenige Präparate besass, in meinem Referat doch in Wort und Bild vorführen können (p. 546 und 547), was vom Rath offenbar ganz übersehen hat!

Dem weiteren Wunsche vom Rath's, „es sollten auch die ersten Furchungsstadien, wenn thunlich, berücksichtigt werden“, bin ich inzwischen, noch ohne ihn zu kennen, zuvorgekommen (15 u. 16).

Was die Normalzahl der Chromosomen anlangt, so hatte ich in meiner ersten Arbeit dieselbe nur für Diaptomus durch Zählungen in den Furchungskernen direkt bestimmen können. In meinem Referat jedoch habe ich ausdrücklich erwähnt (p. 544), dass ich dieselbe inzwischen auch für Cyclops strenuus „wiederholt in den Tochterplatten der ersten Furchungskerne habe nachweisen können“. Da mir vom Rath (p. 200) den Vorwurf macht, ich hätte die Zahl der Chromosomen bei Cyclops strenuus nur erschlossen, so ist ihm vermuthlich jene Stelle meines Referates ebenfalls entgangen, sonst hätte er doch gewiss seiner Kritik hinzugesetzt, dass ich in meiner zweiten Arbeit diesen Punkt zu seiner Befriedigung ergänzt habe.

Auch gegen meine theoretischen Schlussfolgerungen macht vom Rath einige Einwände. Er giebt mir zunächst zu (p. 228), dass ich für einige Copepoden (Cyclops str. und Diaptomus gr.) nachgewiesen habe, dass die durch Längsspaltung entstandenen

Schwesterchromosomen im Aequator der ersten Richtungsspindel von einander geschieden werden. Seine eigenen inzwischen gemachten Befunde bei Eucalanus sprechen, wie er mittheilt, ebenfalls für diese Auffassung. Die dann folgende Warnung vor einer verfrühten Verallgemeinerung meiner Befunde ist vermuthlich nicht an meine Adresse gerichtet, denn ich bin in dieser Beziehung nicht unvorsichtig gewesen und habe zudem ausdrücklich, und zwar in den Schlusssätzen meines Referates, von einer Verallgemeinerung des bis jetzt für wenige Thiere sichergestellten Modus der Viererbildung abgerathen. Wenn vom Rath dann behauptet, ich sei den Beweis für meinen Satz, „dass durch die erste Reifungstheilung eine Neukombinirung von Idanten sicher nicht bewirkt werden kann", schuldig geblieben, so ist das unrichtig. Dieser gegen Weismann gerichtete Satz ist von mir für Cyclops vollgültig bewiesen worden, nur hat vom Rath offenbar nicht richtig verstanden, was hier unter der Neukombinirung der Idanten (Chromosomen) gemeint ist, obwohl ich mich hierüber auf Seite 581 und 525 meines Referates ziemlich ausführlich ausgesprochen habe. Es ist darunter die Ansicht Weismann's verstanden, dass bei den Reifungstheilungen die Chromosomen in beliebig wechselnder Gruppirung auf die Tochterzellen vertheilt werden, so dass in der einen Geschlechtszelle die eine, in der anderen die andere Combination von Chromosomen an die Pole gelangt, womit Weismann bekanntlich die Verschiedenheit von successiven Kindern des gleichen Elternpaares erklären will. Von dieser Weismann'schen Neukombinirung der Idanten oder Chromosomen, welche durch die Beobachtung sich direkt widerlegen lässt und die auch durch vom Rath nicht aufrecht erhalten werden kann, ist bei mir die Rede, nicht aber von der Möglichkeit der Umkombinirung der Ide jedes Idanten (der Mikrosomen jedes Chromosoms), jener schon oben erwähnten vom Rath'schen Hypothese, die „weder zu beweisen, noch direkt in Abrede zu stellen" ist, wie vom Rath selbst sagt, und die mir daher auch vorläufig ziemlich gleichgültig sein kann.

Das Gesagte gilt zugleich auch für die Einwände, die dieser Autor gegen meine Auffassung der parthenogenetischen Reifung bei Artemia erhebt, denn die betreffende Deutung war nur eine Anwendung der für meine Copepoden festgestellten

Thatsachen auf ein verwandtes, aber parthenogenetisches Objekt. Vorsichtshalber hatte ich diese Deutung unter dem Vorbehalt gegeben (p. 523), dass die Bildung und Einstellung der Vierergruppen bei Artemia ebenso verlaufe, wie bei meinen Copepoden, was man zwar nicht als sicher, aber aus verschiedenen Gründen doch als sehr wahrscheinlich bezeichnen darf. Darauf bezog sich in meiner Schlusszusammenfassung (p. 582) der Ausdruck „höchst wahrscheinlich", an welchem vom Rath (p. 230 und 241) solchen Anstoss nimmt und von dem er erklärt, es sei mit ihm „absolut nichts gewonnen". Der Autor übersieht aber auch hier wieder eine Kleinigkeit, nämlich, dass er einige Zeilen zuvor sein Gegenargument mit den Wörtchen „mir scheint" einführt. Ist damit mehr „gewonnen", als mit dem verpönten „höchst wahrscheinlich"?

Im übrigen habe ich keine Veranlassung, meine Ansicht, dass die erste Richtungstheilung bei den von mir untersuchten Copepoden Cyclops und Diaptomus eine Aequations- und keine Reduktionstheilung ist, hier nochmals zu verfechten, da ich mich darüber schon früher ausführlich und, wie ich glaube, in verständlicher Weise ausgesprochen habe. Nachdem auch vom Rath sich wiederum in dieser Angelegenheit geäussert, hat der Leser jetzt die Wahl. Ob derselbe mit einer Theilung sich befreunden wird, die „äusserlich eine Aequationstheilung zu sein scheint, in Wirklichkeit aber eine Reduktionstheilung ist" (14, p. 229), wird sich ja zeigen.

Aus dem Vorstehenden dürfte zunächst hervorgehen, dass die Einwendungen, welche vom Rath meinen Untersuchungen macht, unbegründet sind. Dieselben hätten mir auch keine Veranlassung zu dieser Erwiderungsschrift gegeben. Der Hauptzweck der letzteren war vielmehr, zu zeigen, dass ich keine ungerechte Kritik an den Arbeiten der beiden Freiburger Forscher geübt hatte und dass ich von dieser Kritik auch bis jetzt kein Wort zurückzunehmen brauche.

Dass es bei einer solchen Erwiderung nicht ohne eine nochmalige Erwähnung der schwachen Punkte jener Arbeiten abgehen konnte, ist selbstverständlich, aber es ist nicht meine Schuld.

Demgegenüber möchte ich nicht unterlassen, es auszusprechen, dass ich mich trotz der geübten Kritik den Verdiensten der beiden Autoren um die Reduktionsfrage keineswegs verschliesse, wie das auch in meinen Arbeiten zum Ausdruck gekommen ist (11, p. 339; 12, p. 540 und 541). Speziell gebe ich vom Rath das Kompliment, das er meinen Untersuchungen am Schlusse seiner Erwiderung macht (14, p. 233), gerne für seine eigenen Arbeiten zurück. Dass meine frühere Kritik, wenn auch keine „scharfe", so doch eine eingehende war, und es sein musste, wenn die Sache gefördert werden sollte, war in dem damaligen Stand der Reduktionsfrage begründet. Als ich meine Untersuchungen bei Copepoden begann, lag eine grössere Anzahl von Arbeiten über die Reduktionsfrage vor, die nicht nur in Bezug auf die theoretischen Anschauungen, sondern mehr noch hinsichtlich der thatsächlichen Angaben sich direkt widersprachen. Ging man nun diesen Untersuchungen etwas näher zu Leibe, so zeigte es sich, dass sie in Bezug auf den entscheidenden Punkt fast durchweg nicht beweiskräftig waren, wobei allerdings nicht zu vergessen ist, dass ein Theil der Autoren gar nicht beanspruchte, die Reduktionsfrage gelöst zu haben. Einzig die Brauer'sche Ascaris-Arbeit, die übrigens auch auf andere Autoren einen überzeugenden Eindruck gemacht hat, schien das, was sie vertrat, auch nachzuweisen. Unter diesen Umständen war eine Kritik der übrigen Arbeiten vollkommen am Platze, und war zugleich das Ziel für die weitere Forschung klar vorgezeichnet. Ueber das letztere hatte ich mich in der Einleitung zu meiner Copepoden-Arbeit in folgender Weise ausgesprochen: nachdem „alle Möglichkeiten, welche für das Verhalten des Chromatins bei der Reifung überhaupt ernstlich in Frage kommen können, bereits ihre Vertreter gefunden haben, meist jedoch, ohne in überzeugender Weise erwiesen worden zu sein, wäre es weder erwünscht, noch möglich, die Zahl dieser Eventualitäten um eine weitere zu vermehren und einen neuen Modus der Reifung aufzustellen. Aufgabe der weiteren Forschung kann es vielmehr nur sein, durch möglichst genaue Untersuchung einer lückenlosen Entwicklungsreihe, wie eine solche bis jetzt nur für Ascaris vorliegt, den Thatbestand in einwurfsfreier Weise festzustellen und zwar an Objekten, die gerade für die entscheidenden, der Reifung vorausgehenden

Stadien einfache und klare Verhältnisse bieten.“ Ich glaube, dass ich in meinen zwei Arbeiten diese Aufgabe, soweit sie den Brennpunkt der Reifungsfrage, die Entstehung der Vierergruppen, betraf, für Copepoden gelöst habe. Und dass auch die beiden Freiburger Forscher die Berechtigung der von mir gestellten Forderungen anerkennen, geht wohl am besten aus dem Umstand hervor, dass jeder von ihnen neuerdings eine Untersuchung des Reifungsvorganges bei Copepoden geliefert hat, die völlig überzeugend ist, und zudem auf das Beste mit der von mir vorgeführten Entwicklungsreihe stimmt. Ich meine, die Darstellung, die vom Rath über die vorbereitenden Reifungsstadien von Euchaeta marina (14, Taf. VII) und Anomalocera patersonii (Taf. VI) und Häcker (13) von Canthocamptus giebt. Sollte die von mir geübte Kritik ein wenig zu diesem erfreulichen Resultate beigetragen haben, so wäre dieselbe keine ganz vergebliche gewesen.

München, December 1895.

Citirte Literatur.

1890. 1. Häcker, Ueber die Reifungsvorgänge bei Cyclops. Zool. Anzeiger. 1890.

1891. 2. Ishikawa, Studies of reproductive elements. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus Sp. Journ. of the College of Sc. Imp. Un. Jap. Vol. V. 1891.

3. vom Rath, Ueber die Reduction der chromat. Elemente in der Samenbildung von Gryllotalpa vulg. Latr. (Vorl. Mitth.) Ber. d. Naturf. G. z. Freiburg i. B. Bd. VI. 1891.

1892. 4. Häcker, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1892.

5. vom Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Latr. Arch. f. m. A. Bd. 40. 1892.

6. Rückert, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. VII. 1892.

7. Rückert, Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. VIII. 1892.

1893. 8. Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. A. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.

9. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. A. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.

10. vom Rath, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 57. 1893.

1894. 11. Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. 1894.
12. Rückert, Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwg. v. Merkel u. Bonnet. III. Bd. 1894.
1895. 13. Häcker, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. m. Anat. Bd. 45. 1895.
14. vom Rath, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. m. A. Bd. 46. 1895.
15. Rückert, Zur Kenntniss des Befruchtungsvorganges. Sitzb. der math.-phys. Cl. d. Bayer. Ak. 1895.
16. Rückert, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.

Ueber die Kerne der Fettzellen.

Von

Dr. **Hans Rabl,**
Assistenten am histologischen Institut in Wien.

In dem dritten Heft des 46. Bandes dieses Archivs, das soeben ausgegeben wurde, findet sich eine Arbeit von A. Sack, welche den Titel trägt: „Ueber vacuolisirte Kerne der Fettzellen mit besonderer Berücksichtigung des Unterhautfettgewebes des Menschen". Der Verfasser ist darin auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Resultate gekommen, „dass die ruhenden Kerne der meisten Fettzellen scharf umschriebene, sphärische oder ellipsoidische Vacuolen enthalten, deren Inhalt fettfreie, wahrscheinlich alkalische Flüssigkeit ist. Sie entstehen juxtanucleolär als ganz winzige Bläschen in Mitte der Kernsubstanz, vergrössern sich durch eigenes Wachsthum oder durch Verschmelzung mit anderen benachbarten Vacuolen desselben Kerns, überschreiten schliesslich die Kerncontouren und entweichen dann nach dem Binnenraum der Fettzellen".

Ich muss gestehen, dass ich sehr erstaunt war, diese Sätze zu lesen, da ich mich erst vor Kurzem mit der Kernform bei Fettzellen beschäftigt hatte, hierbei aber zu völlig abweichenden Ergebnissen gelangt war.

Ohne von der Mittheilung Unna's [1]), auf welche ich erst durch die Arbeit Sack's aufmerksam geworden war, Kenntniss zu besitzen, hatte ich nämlich bei gelegentlicher Betrachtung eines Schnittes durch die Sohlenhaut eines Justificirten die Beobachtung gemacht, dass in zahlreichen Kernen des subcutanen Fettgewebes kreisrunde Löcher zu sehen waren [2]). In Verfolgung dieser Entdeckung kam ich jedoch zu dem Resultat, dass hier weder eine eigenthümliche Form des Kernes, noch merkwürdige Einschlüsse vorlägen, sondern dass die Lochkerne in höchst einfacher und natürlicher Weise zu erklären seien. Ich habe darum meine diesbezüglichen Untersuchungen abgeschlossen, ohne daran zu denken, sie zu veröffentlichen. Da nun aber Sack die Bilder, welche man bei Untersuchung der Kerne des Fettgewebes erhält, in einer Weise deutet, welche ihnen eine ganz specifische Function zuweisen würde und diese vorläufig nur für die Kerne einer Gewebsart behaupteten Eigenschaften von speculativen Köpfen auch auf diejenigen anderer Zellformen übertragen werden könnten, so scheint es mir geboten, dieser Ansicht, welche ich für eine durchaus irrthümliche halte, sofort entgegenzutreten.

Zwei Punkte sind es, in welchen ich den Angaben Sack's widersprechen muss.

Erstens liegen jene Tropfen, welche er als Kernvacuolen anspricht, gar nicht innerhalb des Kernes, sondern ausserhalb, in einer tiefen Nische desselben, und

1) Zur Kenntniss der Kerne. Monatshefte für praktische Dermatologie. XX. Bd. In einer Nachschrift citirt Unna nach einer brieflichen Mittheilung Flemming's die Beobachtung von Meves, der in den Zellen des Fettkörpers vom Salamander Lochkerne gefunden hat. Ich habe jetzt leider nicht die Gelegenheit, die Angaben dieses Autors an frischem Material nachzuprüfen, bin jedoch überzeugt, dass Flemming und sein Schüler in denselben Irrthum wie Unna respective Sack verfallen sind.

2) Auf das Vorkommen von Lochkernen in Fettzellen hat Poljakoff (Ueber eine neue Art von fettbildenden Organen im lockeren Bindegewebe, dieses Archiv, 32. Bd.) schon vor längerer Zeit aufmerksam gemacht. Doch soll sich in diesem Falle weiterhin an die Durchlöcherung des Kernes eine direkte Theilung anschliessen, sodass jene als Vorstadium der Amitose aufzufassen wäre, wie dies Göppert für Leucocyten, Flemming für Epithelzellen a. a. O. beschrieben haben. Auch findet Poljakoff die durchlöcherten Kerne nicht in vollentwickelten Fettzellen, sondern bei Jugendformen von solchen, welche entweder noch geradezu den Typus der Ranvier'schen Bindegewebszelle tragen oder Fett nur in Form kleinster Molekel enthalten.

zweitens bestehen jene Tropfen nicht aus fettfreier, alkalischer Flüssigkeit, sondern aus echtem Fett, welches höchst wahrscheinlich dieselbe Constitution wie jenes besitzt, aus dem die Haupttropfen der Fettzellen gebildet sind.

Damit die geehrten Leser in die Lage kommen, sich in diesem Streitfall ein eigenes Urtheil zu bilden, sind sie natürlich genöthigt, sich auf eigene Beobachtungen zu stützen. Der Weg, der hierbei eingeschlagen werden kann, ist ein doppelter. Es kann entweder das Fettgewebe fixirt, eingebettet und an Serienschnitten untersucht werden, wie dies vorzüglich Sack gethan hat, oder es kann auch ein kleines Partikelchen desselben auf dem Objektträger zerzupft und in einer indifferenten Flüssigkeit betrachtet werden, nachdem es vorher durch ganz kurze Zeit mit einem Kernfärbemittel (Hämalaun, Bismarckbraun, Methylviolett o. dgl. m.) behandelt worden ist. Wenn man derartige Präparate noch der Einwirkung von Osmiumdämpfen aussetzt, bräunen sich die Fetttropfen und man gelangt auf diesem Wege im Verlauf einer Stunde in den Besitz mikroskopischer Bilder, welche die hauptsächlichsten der von Sack auf 46 Seiten entwickelten Anschauungen zu widerlegen geeignet sind.

Dennoch muss ich gestehen, dass auch ich diese verlässliche und einfachste Untersuchungsweise nicht von vornherein geübt habe, sondern, nachdem ich einmal die Lochform der Fettkerne an einem Präparat gefunden hatte, zunächst eine Reihe von Schnitten durchmusterte, in welchen Fettgewebe sowohl vom Menschen als von Thieren enthalten war. Dabei fand ich, wie dies auch Sack betont, speciell beim Menschen die Lochform der Kerne mit grosser Regelmässigkeit wiederkehrend, so dass ich überzeugt war, es hier mit einer eigenthümlichen Structur des Kernes zu thun zu haben. Doch drängte sich schon beim ersten Anblick jener Kerne die Vermuthung auf, ob hier nicht etwa Vacuolen vorlägen, da die Löcher verschieden gross, sehr scharf begrenzt und häufig die chromatischen Fäden in ihrer Wandung dichter an einander gerückt waren [1]). Die Frage, ob die Kerne durchbrochen oder vacuolisirt seien, lässt sich nun niemals an Schnitten mit genügender Sicherheit entscheiden. In diesem Falle ist man auf die Beobachtung nicht zerschnittener Zellkerne angewiesen.

1) Vergl. Sack l. c. pag. 443.

Als ich nun ein Stückchen Fettgewebe frisch untersuchte, zeigte sich mir nach Anwendung eines Kernfärbemittels, dass in nahezu allen Kernen, die sich mir in der Flächenansicht darboten, ein oder mehrere, verschieden grosse, sehr stark glänzende Tropfen enthalten waren. Es ist mir unbegreiflich, dass Sack niemals frisches Fett vom Menschen in dieser Weise betrachtet hat. Ein einziges Mal untersuchte er das subcutane Fett aus der Kloakengegend eines Salamanders, frisch in Kochsalz nach Färbung mit polychromem Methylenblau und konnte sich, wie er angiebt, auch hier von der Existenz der Kernvacuolen überzeugen. Wäre er in der Sache nicht schon voreingenommen gewesen, so würde er wohl gemerkt haben, dass jene Vacuolen das Licht so stark brechen, dass sie unmöglich als solche angesprochen werden dürfen, da wir ja unter Vacuolen allgemein Hohlräume im Protoplasma verstehen, die von einer Flüssigkeit erfüllt sind, welche schwächer lichtbrechend als ihre Umgebung ist. Bringt man das Präparat über ein Uhrschälchen, welches reine Osmiumsäure oder Flemming'sche Flüssigkeit enthält, so nehmen jene Tröpfchen dieselbe braune Farbe an, wie die grossen Fetttropfen.

Nimmt man dazu, dass sie in Aether und Alkohol löslich sind und darum die Kerne, denen sie angehören, an Schnitten durchlöchert erscheinen, so steht nichts mehr der Auffassung im Wege, dass die Vacuolen Sack's echte Fetttröpfchen seien. Dadurch erklärt sich auch die Thatsache, auf welche alle bisherigen Beobachter: Unna, Flemming-Meves und Sack aufmerksam machen, dass derartige Loch- respective vacuolisirte Kerne nur im Fettgewebe vorkämen.

Gerade meine Angaben über die Fettnatur der Vacuolen könnte aber Sack vielleicht bestreiten, da er die Probe darauf mit Osmiumsäure gemacht zu haben glaubt, sie aber negativ ausfiel. Wie erklärt sich dies? Der Grund liegt wohl darin, dass er die Reaction niemals an frischem Fett anstellte, sondern in Flemming'scher Flüssigkeit fixirtes Material untersuchte, das in Paraffin eingeschmolzen war. Hierbei verwandte er als Durchgangsflüssigkeit für die Objecte bei ihrer Uebertragung aus Alkohol in Paraffin das Bergamottöl. Nun vermag aber dieses — wie ich zuerst bei meinen Untersuchungen über die Struktur der Nebenniere bei Vögeln [1]) bemerkte — Fetttröpfchen aufzulösen.

1) Dieses Archiv Bd. 38.

Da ich damals an Schnitten durch Nebenniere und Ovarium neben den extrahirten Rindenzellen noch schön schwarz gefärbtes Fett in den Eiern und den anliegenden Fettzellen fand, schloss ich daraus, dass das Nebennierenfett sich chemisch von dem übrigen Körperfett unterscheiden müsse. Ich möchte jetzt diese Ansicht etwas korrigiren. Wie sich mir nämlich auf Grund einer reicheren eigenen Erfahrung, sowie nach Mittheilung von Herrn Professor Schaffer ergiebt, vermag gewisses Bergamottöl sämmtliches osmirtes Fett zu lösen, wobei aber die Fetttropfen in verschiedenem Grade angegriffen werden. Den Grund für diese verschieden starke Einwirkung vermag ich vor der Hand noch nicht anzugeben. Jedenfalls scheint mir die Grösse der Fetttropfen in Betracht zu kommen, insofern als grosse schwerer, kleine leichter extrahirt werden. So würde sich erklären, warum der Haupttropfen in den Fettzellen nicht gelöst, der kleine als Kernvacuole gedeutete dagegen gelöst wird.

Ich möchte aber noch auf eine zweite Möglichkeit hinweisen, die in Betracht zu ziehen wäre. In einer kurzen Notiz, welche im Centralblatt für medicinische Wissenschaften, 1883[1]), enthalten ist, hat Solger darauf aufmerksam gemacht, dass osmirte Fettzellen nach Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd ein eigenthümliches Aussehen besitzen. Sie zeigen „nach dem Entfärbtsein merkwürdigerweise den Fetttropfen nicht mehr solide, sondern als stark lichtbrechende, dickwandige Hohlkugel mit einer rundlichen oder leicht zackigen Vacuole im Inneren". In einer 10 Jahre später erschienenen Mittheilung[2]) glaubt derselbe Autor daraus schliessen zu dürfen, „dass es bei der Einwirkung von Osmiumsäure auf frisches Fettgewebe zu einer Sonderung der fettigen Substanz in einen festeren peripheren und einen flüssigen centralen Theil komme . . ., dass sich somit durch Osmium die festeren Fettarten unter Annahme einer typischen Form von den flüssigen sondern."

Ein anderes, vielleicht analog zu deutendes Phänomen, welches wohl jedem Histologen aus eigenen Präparaten bekannt sein dürfte, beschreibt Sack in der uns vorliegenden Arbeit. Ich meine jene Erscheinung, dass das osmirte Fett oft nicht

1) Solger, Die Einwirkung des Wasserstoffsuperoxyds auf thierische Gewebe.

2) Derselbe, Zur Kenntniss osmirten Fettes. Anatom. Anzeiger, 8. Jahrgang.

die ganze Zelle ausfüllt, sondern, hauptsächlich in seinen Randpartien, kreisrunde Löcher aufweist. Er schreibt darüber wörtlich: „Besonders deutlich sah man diese Durchsetzung des geschwärzten Fetttropfens mit hellen rundlichen Löchern an solchen Zellen, die tangential angeschnitten waren und zwar auf den dünnen, peripheren Segmenten der Zelle. Dort sah die von Osmium gefärbte Fettsubstanz der Zelle ganz schwammartig aus.“ Die Ursache glaubt er in einer Verseifung des peripheren Theiles des Fetttropfens suchen zu müssen, die unter dem Einfluss der in der Vacuole enthaltenen Flüssigkeit vor sich gienge.

Dieser Annahme vermag ich mich natürlich nicht anzuschliessen, sondern glaube vielmehr, dass es auch in diesem Falle unter Einfluss der Osmiumsäure zu einer Sonderung der verschiedenen Fettarten innerhalb des Tropfens gekommen sei. Es scheint mir weiterhin wahrscheinlich, dass auch jene in den hellen Kreisen an der Peripherie des geschwärzten Tropfens enthaltene Flüssigkeit ursprünglich von der Osmiumsäure schwarz gefärbt worden war, dass sie sich aber bei der folgenden Behandlung des Präparates in Alkohol oder Bergamottöl gelöst habe. Es lässt sich nun der Gedanke nicht von der Hand weisen, dass die den Kernen der Fettzellen angelagerten kleinen Tropfen aus jener Substanz bestehen, deren Fettnatur wir trotz dieses eigenthümlichen Verhaltens an Schnitten nicht bezweifeln können, wenn wir uns diejenigen Reactionen vor Augen halten, welche sie am frischen Präparate zeigen.

Es erübrigt mir noch, den wesentlichsten Theil der Angaben Sack's zu widerlegen, dass nämlich jene Tröpfchen nicht in den Kernen enthalten, sondern nur in tiefen Buchten derselben eingebettet sind. Auch hier liefert die Untersuchung frischen Fettgewebes entscheidende Bilder. Bei genügend sorgfältiger Zerzupfung eines Fettläppchens auf dem Objectträger gelingt es gar nicht selten, einzelne Kerne von Fettzellen, denen noch eine dünne Protoplasmaschicht anhaftet, zu isoliren. Von der Fläche gesehen, bieten sie sich als ovale Gebilde dar, welche bei oberflächlicher Betrachtung mit mittelstarken Vergrösserungen in der That ein oder mehrere Tröpfchen in ihrem Innern zu bergen scheinen. Untersucht man jedoch genauer, unter Benutzung einer homogenen Immersion — ich verwandte Zeiss Apochromat 2 mm, Ocular 12 —, so kann man sich überzeugen, dass, nachdem man scharf auf das Fetttröpfchen eingestellt hat, immer nur bei einer

Drehungsrichtung der Micrometerschraube das Kerngerüst wahrnehmbar wird. Daraus ergiebt sich, dass jene Tropfen nicht innerhalb, sondern an einer Seite des Kernes gelegen sein müssen.

Ich muss aber nochmals hervorheben, dass sich zu diesen Untersuchungen vor allem solche Kerne eignen, welche völlig isolirt sind, während diejenigen, welche mitten im Fettgewebe liegen, ober- und unterhalb von Fettzellen überdeckt, in Folge der starken Ablenkungen, welche die das Fett durchsetzenden Strahlen erleiden, mikroskopische Bilder ergeben, die an Deutlichkeit hinter den von ersteren gelieferten bedeutend zurückstehen.

Aus demselben Grunde gestatten auch diejenigen Kerne kein zweifelloses Resultat, in welchem die eingelagerten Fetttropfen eine besondere Grösse besitzen. Wenn nämlich die Kerne in einer genügend reichlichen Flüssigkeitsmenge suspendirt sind, präsentiren sie sich in Folge des geringen specifischen Gewichtes des Fettes regelmässig derart, dass die Tropfen an der dem Beschauer zugekehrten Seite gelegen sind. Dadurch wird die den Grund des Fettbechers bildende Kernpartie undeutlich. Da dieselbe öfters stark verdünnt ist, lässt sich unter Umständen nicht sicher entscheiden, ob nur ein tief eingebuchteter Kern oder ein wirklicher Lochkern vorliegt, dessen Oeffnung von einem Fetttropfen eingenommen wird. Ich will die Möglichkeit der Existenz von Lochkernen durchaus nicht in Abrede stellen, da es ja a priori denkbar ist, dass durch den continuirlichen Druck des Fetttropfens der Kern an der dem Tropfen gegenüberliegenden Seite allmählich verdünnt und schliesslich auch seine Membran zum Schwunde gebracht wird. Es mögen also in der That ab und zu echte Lochkerne im Fettgewebe vorkommen. Doch glaube ich — ebenso wie Sack — eine grössere Verbreitung derselben in Abrede stellen zu müssen; vor allem aus dem Grunde, weil ich niemals Kerne im Profil fand, welche einen ihren ganzen Dickendurchmesser erfüllenden Fetttropfen enthielten. Solche Bilder wären hauptsächlich maassgebend.

Es ist übrigens einleuchtend, dass gerade die Profilansichten der Kerne auch für die ganze Frage, ob die Fetttropfen extra- oder intranucleär gelegen seien, von grösster Beweiskraft sind. Man kann sich bei Betrachtung derselben überzeugen, dass die Kerne der Fettzellen nicht glattrandig sind, sondern an einer oder mehreren Stellen tiefe Buchten besitzen, in welchen verschieden grosse Fetttröpfchen liegen. Es ist für mich nicht

nothwendig, eigene Abbildungen hiervon beizubringen, da Sack auf Taf. XX Fig. 9a, c und Fig. 10b, c, d Kerne mit Tropfen abgebildet hat, die meine Behauptung zur Genüge illustriren. Er hält diese Tropfen für Vacuolen, die aus dem Kern ausgetreten sind, während ich behaupten muss, dass dieselben niemals im Kerninnern gelegen waren. Ich habe es nicht unterlassen, jeden einzelnen derartigen Kern, wie er in meinen frischen Präparaten sichtbar war, daraufhin zu prüfen, und niemals eine Ausnahme von jener Regel gefunden.

In Folge dieses Resultates bin ich auch der Mühe überhoben, den Entwicklungsgang, welchen Sack für seine Vacuolen aufgestellt hat, von ihrer Entstehung in der Nähe des Nucleolus als kleinste Bläschen bis zu ihrer Auswanderung aus dem Kern, kritisch zu erörtern. Es ist sicherlich unter Umständen recht leicht, aus nebeneinander befindlichen Bildern ein zeitliches Hintereinander derselben zu construiren. Es bleibt aber immer eine schwere, oft unmögliche Sache, derartige Behauptungen mit zwingenden Beweisen zu erhärten.

Wäre der Protoplasma-Körper der ausgebildeten Fettzellen mächtiger, so liesse sich der Nachweis von der extranucleären Lage der Fetttropfen auch an Schnitten mit Leichtigkeit führen, weil dann einerseits die Zahl der Fetttropfen im Protoplasma wahrscheinlich eine grössere und andererseits die trennende Protoplasmaschichte zwischen ihnen breiter wäre. Diese beiden günstigen Umstände treffen für den sich entwickelnden Fettkörper der Amphibien zu. Betrachtet man einen Längsschnitt desselben von einer älteren Salamanderlarve, die in Picrin-Sublimat gehärtet war, so sieht man neben bereits wohl ausgebildeten Fettzellen mit wandständigem Kern und einem einzigen grossen Fetttropfen auch noch solche, deren Kern in der Mitte der Zellen gelegen und deren Körper von zahlreichen, kreisförmigen Lücken, den extrahirten Fetttröpfchen, durchsetzt ist. Solche Zellen zeigen eine grosse Aehnlichkeit mit denjenigen, welche die Winterschlafdrüsen und Talgdrüsen zusammensetzen. Die Kerne selbst sind durch die anliegenden Fetttröpfchen tief gebuchtet und erscheinen dunkler gefärbt, weil ihre ganze Substanz durch die anliegenden Tropfen auf einen kleineren Raum zusammengedrängt ist.

Zwischen diesen beiden Zellarten kann man nun eine Reihe von Uebergangsformen wahrnehmen. Man findet bei diesen die central gelegenen Fetttröpfchen bereits zu einem grossen Tropfen

zusammengeflossen; im Protoplasma jedoch, welches in dünner Schichte rings um den Kern und entlang der Zellmembran angeordnet ist, kann man noch eine grosse Zahl heller Kreise sehen, welche offenbar Fetttröpfchen entsprechen, die jüngerer Bildung und noch nicht confluirt sind. An solchen Zellen besitzt der Kern bereits seine abgeplattete Gestalt, sein feinfädiges chromatisches Gerüst und seine periphere Lage. Man bemerkt aber in ihm dieselben kreisrunden Lücken, wie im Zellkörper. Es dürfen dieselben darum nicht als Vacuolen im Kern aufgefasst werden, sondern verdienen die gleiche Deutung wie jene im Protoplasma. Es handelt sich auch hier nur um Fetttröpfchen, welche tief in den Kern hineingedrückt sind, sodass die sie begrenzende Kernmembran die Wand einer Vacuole vortäuscht. An denjenigen Kernen, welche in der Kantenlage getroffen sind, kann man erkennen, dass die Einbuchtungen derselben oft sehr tief sind, sodass der grössere Theil der Fettkugel von der Kernwand eingeschlossen ist. Dasselbe Verhältniss existirt auch bei Säugethieren. Es ist dies der Grund, warum auch isolirten Kernen derartige Fetttropfen noch anhängen und nicht in die umgebende Flüssigkeit ausgetreten sind.

Ich glaube durch diese Auseinandersetzungen die Leser überzeugt zu haben, dass die Angaben Sack's über die intranucleäre Entstehung von Vacuolen nicht den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Dagegen muss ich in dem Punkte mit ihm übereinstimmen, dass derartige Fetttröpfchen neben dem Kern vor allem in gut entwickeltem Fettgewebe vorkommen, in atrophischem dagegen nur sehr selten anzutreffen sind. Die ergiebigste Fundgrube für dieselben bildet das Fett des Menschen, spärlicher findet man sie bei Säugethieren, reichlich hinwiederum bei Amphibien.

Der einzige Gewinn, der durch die Arbeiten von Unna, Sack und meiner Kritik derselben für die Kenntniss der Fettzellen erzielt wurde, besteht somit in dem Satz, dass in vollentwickelten Fettzellen, nicht wie man bisher beschrieb, bloss ein grosser Fetttropfen, sondern häufig auch noch mehrere kleine, in nächster Nähe des Kernes gelegen sind, die offenbar erst später im Protoplasma gebildet wurden.

Nerv und Muskel.

I. Mittheilung.

Von

M. Nussbaum.

Hierzu Tafel XXI.

In zwei vor den Versammlungen der anatomischen Gesellschaft 1894 und 1895 gehaltenen Vorträgen konnte ich an einer Reihe von Beispielen den Nachweis führen, dass der Verlauf und die Länge der extramuskulären Nervenstrecke den Weg kennzeichne, den eine Muskelanlage von ihrem Mutterboden aus genommen habe, ein Nachweis, der auch früher schon versucht worden war. Neu dagegen war die entwicklungsgeschichtliche Begründung der Constanz des Nerveneintrittes in jeden Muskel. Es zeigte sich, dass der Muskel von der Nerveneintrittsstelle aus wächst, und dass die intramuskulare Nervenverzweigung auch im fertigen Thiere über die Wachsthumsrichtung genauen Aufschluss giebt. Wenn nun auch im Verhalten von Nerv und Muskel auf diese Weise sich etwas gesetzmässiges kundgiebt, so fehlt vor der Hand doch noch jede mechanische Erklärung dieses Gesetzes. Die vorliegende Abhandlung ist eine beschreibende, aber in ihrer Beschreibung nicht so vollständig, dass wir das Warum? des Muskelwachsthums und der Nervenverzweigung im Muskel verstehen lernten.

Für eine übersichtliche Darstellung und Verwerthung der entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse waren viele zeitraubende Vorarbeiten nöthig. Es fehlte an genauen Ortsbestimmungen der Eintrittsstellen der Nerven. Die so überaus wichtige und sorgfältige Arbeit von M a y s gab nur Darstellungen von Nervenplexus in einigen der von mir untersuchten Muskeln der Batrachier.

Aber auch, nachdem es mit Hülfe der von mir beschriebenen Methode gelingt, den groben und feineren Verlauf der Nerven leichter und übersichtlicher darzustellen, als es früher möglich war, so kann ich trotzdem noch nicht über alle in den Kreis der Untersuchung gezogenen Fragen ausführlicher berichten.

Man wird es daher begreiflich finden, wenn ich mit der Veröffentlichung eines Theiles meiner Ergebnisse schon jetzt beginne, um diesem bald andere folgen zu lassen.

Die Untersuchung beschäftigt sich nicht mit der ersten Ableitung der Muskeln; sondern beginnt erst dann, wenn sich an einen deutlich abgrenzbaren Complex von Zellen ein Nerv heranbegiebt, und nun von dieser Stelle aus das Wachsthum des Muskels beginnt. So bleibt die Frage der ersten Entstehung der Gliedmassen hier ganz ausser Betracht. Ob aber beispielsweise der M. sartorius der anuren Batrachier vom Becken gegen das Knie oder vom Knie gegen das Becken vorgerückt sei, ob die Bauchmuskeln dorsal und ventral auswachsen oder in der ganzen Länge ihrer Fasern sofort auftreten, kann schon jetzt mit Sicherheit beantwortet werden.

Portio abdominalis des M. pectoralis (Ecker).

Diese Portion des Pectoralmuskels wird bei den anuren Batrachiern in verschiedener Lage zu dem M. rectus abdominis gefunden. Bei Rana und Pelobates reicht sie bis zur zweiten vom Becken aus gerechneten Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis heran. Bei Bufo nur bis zur dritten Zwischensehne des M. rectus abdominis. Bei Rana erreicht der mediale Rand das Hyposternum nicht, von dem er durch den M. cutaneus pectoris abgedrängt wird. Bei Pelobates deckt er den caudalen Theil der Pars sternalis des M. pectoralis, so dass von diesem nur ein kleines median gelegenes Dreieck frei bleibt. Bufo calamita lässt gegen Pelobates die Portio abdominalis mehr lateral zurücktreten, während bei Bufo vulgaris der Muskel mit seinem medialen Rande unter das Hyposternum geräth. Innervirt wird der Muskel aus dem Plexus brachialis. Die intramuskuläre Verzweigung zieht gegen das caudale Ende des Muskels hin. Somit musste es unwahrscheinlich sein, dass der Muskel, wie Ecker[1]) noch annimmt, zum Rectus abdominis gehöre oder wie Gaupp[2]) meint, dass die hier in Frage kommende Portion des M. pectoralis von der Aponeurose des Obliquus abdominis externus entspringe. Mays[3]) hat schon darauf hingewiesen, dass die Ecker'sche

1) Ecker, Der Frosch.

2) E. Gaupp, Anatomischer Anzeiger Bd. XI, pag. 347. 1895.

3) K. Mays, Ueber die Nervatur des M. rectus abdominis, Heidel-

Beschreibung des M. rectus abdominis nicht das Richtige trifft. Die Nerven der einzelnen Abschnitte des Rectus abdominis anastomosiren untereinander, während die Portio abdominalis des M. pectoralis und der M. Sternohyoideus eine auf ihr eignes Gebiet beschränkte intramuskuläre Nervenverzweigung aufweisen. Beide Muskeln haben „mit dem Rectus abdominis gar nichts zu thun". Dies gilt für das fertige Thier, während entwicklungsgeschichtlich M. rectus abdominis und sternohyoideus freilich in ein System gehören. Untersucht man nun die Quappen der Rana fusca und Rana esculenta zu der Zeit, wann die Vorderextremitäten unter der Haut deutlich sichtbar werden, so ist die Portio abdominalis der M. pectoralis vom Schultergürtel ausgehend eben in den Bereich der 4. Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis angelangt. Sind die Arme durch die Haut durchgebrochen und die Durchbruchstelle in der Haut noch wie eine Manchette sichtbar, so geht die Portio abdominalis des M. pectoralis schon bis zur dritten Zwischensehne und noch ein wenig später bei Larven, die ihren Schwanz noch besitzen, schon wie im fertigen Thier bis zur zweiten Zwischensehne des M. rectus abdominis. Das Muskelwachsthum erfolgt also hier ganz ausgesprochen in der Richtung der Nervenverzweigung im Muskel: die Ursprungsstelle der Portio abdominalis des M. pectoralis liegt am Schultergürtel. Erst durch allmähliges Wachsthum erreicht der Muskel seine bleibende Ansatzstelle an der lateralen Seite der zweiten Zwischensehne des M. rectus abdominis. Vergleichend anatomisch wichtig ist das Stehenbleiben der Entwicklung des Muskels bei Bufo auf einer niederen Stufe als bei Rana. Doch kommen gerade bei der Muskelentwicklung Rückschläge vor, so dass der complicirtere Bau nicht immer für die höchste Stufe der Entwicklung gelten kann. Ob man Pelobates wegen des weiteren Herabreichens der Pars abdominalis des M. pectoralis für eine höhere Anurenform als Bufo erklären sollte, scheint mir doch zweifelhaft.

Die Augenmuskeln der Amphibien, Reptilien, Vögel und

berg 1886, pag. 27. Auch die von Ecker und Anderen gemachte Angabe des Rectus abdominis „ist in der Regel mit fünf zackigen inscriptiones tendineae durchflochten" hat Mays dahin richtig gestellt, dass in der Regel nur vier Inscriptiones vorhanden sind, wodurch der Muskel selbst in fünf Portionen zerfällt.

Säugethiere sind complicirter und zahlreicher als die des Menschen, der der Zahl und ungefähren Anordnung der Augenmuskeln nach wieder dem Typus der Fische sich genähert hat. Wir werden später ähnlichen Erscheinungen noch begegnen.

Musculus cutaneus dorsi (Ecker).

Man findet den M. cutaneus dorsi beim Frosch innerhalb des Saccus lateralis ohne Präparation nach Durchtrennung des Septum abdominale. Der Ursprung des Muskels liegt an der Symphysis ossium pubis und deckt den lateralen Ursprungstheil des Adductor longus und den medialen des Sartorius. Sichtbar kann der Ursprung des M. cutaneus dorsi erst nach Entfernung der Musc. recti abdominis gemacht werden. Der Muskel verläuft im Saccus lateralis aussen dicht am inneren seitlichen Bauchmuskel. (Der Musculus obliquus externus erstreckt sich nicht so weit abwärts.) Dabei geht der M. cutaneus dorsi, indem er seitwärts weiter verläuft, oralwärts, überschreitet den Ileopsoas und den Rectus femoris anterior; um, etwa in der Höhe der Insertion des Glutaeus am Os ilei, an der ventralen Seite des Septum dorsale zu enden. Der Muskel ist parallelfaserig; an der Symphyse frontal, am Septum dorsale sagittal gestellt.

Unterhalb des Muskels zieht der Haupttheil des VII. Spinalnerven, der Nervus cruralis, über ihn der Rest des VII. Spinalnerven, der Nervus ileohypogastricus hin. Innervirt wird der Muskel auf seiner Innenseite vom N. ileohypogastricus. Der Nerveneintritt liegt ein wenig symphysenwärts von der Mitte des Muskels. Die intramuskuläre Nervenvertheilung ist von Mays[1]) beschrieben worden.

Mit Recht zählt Gaupp[2]) diesen Hautmuskel zum M. obliquus abdominis externus. Doch scheinen mir zur Begründung dieser Annahme folgende Beobachtungen nicht unwesentlich zu sein.

Der Muskel fehlt, wie Gaupp richtig angiebt, bei Bufo, Alytes und Pelobates. Dafür reicht aber bei diesen Batrachiern der M. obliquus abdominis externus dorsal viel weiter am Os ilei caudalwärts herab als bei Rana. Bei Bufonen bleibt der Obli-

1) K. Mays, Zeitschr. f. Biologie. 20. Bd. pag. 484.
2) Anatomischer Anzeiger. Bd. XI. pag. 347.

quus abdominis externus dorsalwärts länger als bei Rana fleischig und geht auf der Bauchseite über die äussere Fläche des Rectus abdominis im Bereich der ersten am Becken festgehefteten Portion. Bei Rana zieht, wie Gaupp zutreffend beschreibt, der Obliquus abdominis externus bis zu dieser Portion des M. rectus abdominis vor dem Rectus her; im Bereich der Beckenportion selbst aber mit dem Obliquus abdominis internus (Ecker) unter den Rectus. Es kommen also auch hier Variationen vor, die sich ebenfalls entwicklungsgeschichtlich erklären lassen. Bei jungen Larven der Rana fusca, deren Hinterbeine eben gegliedert sind, wird der laterale Rand des M. rectus abdominis und der mediale Rand der langen Rückenmuskeln an keiner Stelle von der Anlage der seitlichen Bauchmuskulatur erreicht. Diese wächst erst später in Uebereinstimmung mit ihrer intramuskulären Nervenverzweigung nach beiden Seiten aus, sodass ein mehr oder weniger an Ausdehnung bei verschiedenen Thieren auf diese Weise verständlich wird.

Auch die Entstehung des M. cutaneus dorsi aus dem M. obliquus abdominis externus wird durch seine Entwicklung erklärt. Der Muskel ist in der That das Beckenende des M. obliquus abdominis externus, das erst später bei Rana dorsal an die Haut, ventral an die Symphyse der Beckenknochen einwärts vom M. rectus abdominis geräth, während es bei den Bufonen dorsal am Os ilei inserirt und ventral aussen auf dem Rectus endet. Der Muskel wird vom N. ileohypogastricus und wie der ganze Obliquus externus von seiner Innenfläche aus innervirt. An einem erwachsenen Exemplar von Rana fusca entsprang nicht der ganze M. cutaneus dorsi von der Symphyse, sondern der orale Theil des Muskels als letzes Ende des M. obliquus abdominis externus. Das ist ebenfalls verständlich, da der Muskel im Laufe seiner Entwicklung erst gegen seine Anheftungspunkte hinwächst.

Die seitlichen Bauchmuskeln anurer Batrachier.

Da mich die dorsalen Insertionen, oder, wie man gewöhnlich sagt, die Ursprünge des M. obliquus abdominis internus (Ecker) oder M. transversus abdominis (Maurer) damals nicht weiter interessirten, so gab ich in meiner Abhandlung, Ueber die Mechanik der Eiablage u. s. w. (Arch. f. mikr. Anat. 1895) die Angaben wieder, die ich bei Ecker fand; muss mich aber jetzt

nach Prüfung der Gaupp'schen[1]) Mittheilung über diesen Punkt mit Gaupp der älteren Schneider'schen[2]) Beschreibung anschliessen.

Aber auch bei den seitlichen Bauchmuskeln kommen so viele und belangreiche Abweichungen unter den einzelnen Ordnungen und Arten vor, dass ein Hinweis auf diese Verschiedenheiten nöthig sein wird, um die Leichtigkeit, mit der die Muskeln variiren, zu erkennen und die Ursachen dieser Variationen aufzufinden. Wegen der unter den Autoren heute noch nicht völlig ausgeglichenen Verschiedenheit der Ansichten über die Entstehung der Bauchmuskeln bei den anuren Batrachiern ziehe ich es vor, anstatt der eine sichere Homologie mit den Bauchmuskeln der urodelen Batrachier betonenden Nomenclatur Maurer's den seitlichen Bauchmuskeln der Anuren vorläufig indifferente Namen zu geben. Der M. rectus abdominis ist seiner Entstehung und Homologie nach völlig aufgeklärt; der M. obliquus abdominis internus bei Ecker und Kästner oder transversus bei Götte und Maurer möge hier der innere seitliche Bauchmuskel genannt werden, der M. obliquus abdominis externus der äussere seitliche Bauchmuskel.

Bei meinen Untersuchungen an Froschlarven habe ich weniger auf die erste Entstehung der Muskeln, als auf das Wachsthum der eben angelegten Muskelfasern geachtet. Da zeigt sich denn, dass die seitlichen Muskeln des Bauches sowohl ventral- als dorsalwärts auswachsen, wie dies mit der Anordnung der extra- und intramuskulären Nervenstrecke übereinstimmt, und dass zuerst der M. rectus abdominis, dann der innere seitliche und zuletzt der äussere seitliche Bauchmuskel angelegt wird; aber alle noch, bevor die Vorderbeine die Haut durchbrochen haben.

Somit müsste ich mich in Bezug auf die Reihenfolge im Auftreten der Muskeln den Angaben Kästner's anschliessen, während die Ansicht Maurer's über die Deutung der Muskeln den Vorzug zu verdienen scheint. Eine genauere Beschreibung meiner Befunde an einer nach dem Entwicklungsgrade der Beine geordneten Serie von Embryonen der Rana fusca werde ich in einem demnächst erscheinenden Aufsatze geben.

1) Anatomischer Anzeiger. XI. Bd. pag. 347.

2) A. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.

Mit Recht hebt Maurer das Verhalten der Nerven zu den Bauchmuskeln hervor. Bei den Urodelen und den höheren Wirbelthieren verläuft der Stamm der ventralen Spinaläste ganz oder zum Theil zwischen M. transversus und obliquus internus. Bei Anuren liegen die Hauptnervenstämme, nachdem sie eine kurze Strecke weit vom Austritt aus den Zwischenwirbellöchern peritonealwärts vom inneren seitlichen Bauchmuskel verlaufen waren, zwischen den beiden seitlichen Bauchmuskeln, um im Bereich des M. rectus abdominis wieder auf der peritonealen Fläche dieses Muskels zu liegen.

Behandelt man die Bauchmuskeln kleiner Säugethiere und Amphibien nach der von mir angegebenen Methode, so erhält man die gröberen und feineren markhaltigen Fasern der Nerven auch an grossen Uebersichtspräparaten deutlich geschwärzt, während die Muskulatur hell bleibt. Es zeigt sich an den Bauchmuskeln der Maus, dass die Stämme der Intercostalnerven zwischen Transversus und Obliquus internus verlaufen und von hier aus sich unter Plexusbildung an die Muskeln begeben. Auch auf der peritonealen Fläche des Transversus sind feine markhaltige Nervenplexus sichtbar, während die Nerven in die mittleren Lagen des geraden Bauchmuskels eindringen und die peritoneale Fläche des Muskels keine Nervenverzweigungen erkennen lässt. Bei erwachsenen Fröschen liegen die Intercostalnerven eine Strecke weit von ihrem Austritt aus dem Wirbelkanal zuerst peritoneal dem inneren seitlichen Bauchmuskel auf, durchbohren ihn dann, um zwischen innerem und äusserem seitlichen Bauchmuskel weiter zu verlaufen. Die intramuskulären Verzweigungen der Stämme beginnen erst weiter median und breiten sich ventral und dorsal in den Muskeln aus, entsprechend des während der Entwicklung auftretenden Wachsthums der seitlichen Muskeln. Auf der peritonealen Fläche des inneren seitlichen Bauchmuskels erkennt man, wie bei der Maus nach innen vom M. transversus abdominis, feine Nervenplexus markhaltiger Fasern, die von der Gabelung der Stämme aus dorsal und ventral sich ausbreiten, und die sich bis zu den Verzweigungen der Stämme zwischen den beiden schrägen Bauchmuskeln zurückverfolgen lassen. Die Hauptverzweigung der für den Rectus abdominis bestimmten Fasern liegt peritonealwärts von allen Fasern dieses Muskels.

Wollte man aus dem Verlaufe der Nerven nun Homologien

der Muskeln bei anuren Batrachiern und den Säugethieren ableiten, so muss man mit Maurer den Schluss ziehen, dass der innere seitliche Bauchmuskel der Anuren dem Transversus der Urodelen und der Säugethiere entspricht und den anuren Batrachiern der M. obliquus abdominis internus fehlt, da bei Säugethieren und urodelen Batrachiern die Nervenstämme zwischen Transversus und Obliquus internus verlaufen.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt auch, dass die Hauptstämme der Nerven nach aussen, also cutan von dem späteren inneren seitlichen Bauchmuskel des Frosches liegen, und dass diese Nerven, erst wenn der äussere seitliche Bauchmuskel auftritt, zwischen den beiden seitlichen Bauchmuskeln wie beim fertigen Thier eingeschlossen sind. Die Muskelnerven des graden Bauchmuskels liegen von Anfang an bis zur Ausbildung des fertigen Zustandes peritonealwärts. Es ist daher höchst unwahrscheinlich, dass der zuerst auftretende seitliche Bauchmuskel mit dem vorher ausschliesslich vorhandenen Rectus abdominis wie bei den Urodelen in ein System gehöre. Man hat aber bis jetzt nicht mit der Gewissheit, wie es durch Maurer[1]) für Urodelen geschah, die Abstammung des primären seitlichen Bauchmuskels, der zum inneren seitlichen Bauchmuskel des fertigen Thieres auswächst, nachweisen können.

Der äussere seitliche Bauchmuskel.

Das orale Ende des äusseren seitlichen Bauchmuskels geht bei Pelobates fuscus, Bufo vulgaris, viridis und calamita, bei Rana esculenta und fusca ungefähr von der Mitte des caudalen Randes der Scapula aus und zieht von da zum Sternum. Der anschliessende Theil erreicht bei Pelobates fuscus, bei Bufo viridis, calamita und vulgaris eben den caudalen Rand des Schulterblattes, deckt ihn bei Rana esculenta und Rana fusca mit einem kleinen Zipfel, so dass bei diesen Anuren ein Theil des M. latissimus dorsi unter dem äusseren seitlichen Bauchmuskel verschwindet. Während aber bei Pelobates fuscus, Rana esculenta und fusca, der Muskel soweit er sich der am Schulterblatt festgehefteten oralen Portion anschliesst, auf dem Rücken ganz in die Fascia dorsalis übergeht, ist er bei Bufo vulgaris, calamita und viridis zuerst noch an der dorsalen Fläche des Querfortsatzes des vierten Rückenwirbels und erst

1) Morphologisches Jahrbuch. Bd. 18. pag. 76.

von da caudalwärts an der Fascia dorsalis befestigt. Bei Bufo geht an die dorsale Fläche dieses Querfortsatzes neben einem Theile des äusseren seitlichen Bauchmuskels der M. latissimus dorsi; an die ventrale Fläche desselben Querfortsatzes das orale Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels.

Die dorsale Aponeurose der seitlichen Bauchmuskeln ist in ihrer Breite bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Bei Rana fusca, esculenta und namentlich esculenta hungarica, bei Pelobates fuscus erreichen die seitlichen Bauchmuskeln mit ihrem fleischigen Theile die Rückenmuskeln nicht. Bei Pelobates fuscus weicht oral der äussere seitliche Bauchmuskel auf dem Rücken weit von der Mittellinie zurück, so dass der innere seitliche Bauchmuskel in nicht unbeträchtlicher Breite frei zu Tage liegt. Am Os ilei ragt der äussere seitliche Bauchmuskel bei Bufonen caudal weiter herab und deckt mehr vom caudalen Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels, als bei Rana und Pelobates. Bei einer 60 mm langen Bufo viridis verlief der äussere seitliche Bauchmuskel von der Spitze des Os ilei 10 mm caudalwärts und liess nur 3 mm vom inneren seitlichen Bauchmuskel frei. Bei einer 70 mm langen Rana fusca (gleich der Kröte von der Schnauze bis zum After gemessen) hatte das am Os ilei befestigte Stück des äusseren seitlichen Bauchmuskels nur eine Länge von 7 mm; der innere seitliche Bauchmuskel lag caudalwärts 5 mm lang frei zu Tage.

Bei Pelobates fuscus ist die Sehne des Muskels mit der des inneren seitlichen Bauchmuskels am Os ilei nur durch lockeres Bindegewebe auf der Rückenfläche angeheftet, sodass man sie leicht im Zusammenhang mit dem fleischigen Theile bis zu den Dornfortsätzen der Wirbel hin verfolgen kann. Bei Rana und Bufo kann die bindegewebige Befestigung nicht so leicht mit Messer und Pincette gelöst werden. Der Muskel bleibt bei Bufo gegen die dorsale Mittellinie weiter fleischig als bei Rana und Pelobates. Die Fasern des caudalen Endes vom äusseren seitlichen Bauchmuskel verlaufen bei Rana schräger als bei Bufo, sodass sie, trotz des weiter kopfwärts erfolgenden Aufhörens auf der Rückenfläche, auf der Bauchfläche bei Rana näher an das Becken herantreten als bei Bufo und Pelobates.

Auf der Bauchfläche deckt der äussere seitliche Bauchmuskel beim Genus Bufo und Pelobates, in der Mitte der ersten vom Becken aus gezählten Portion beginnend, die vordere Seite

des M. rectus abdominis und überragt diesen Muskel bei Bufo viridis bis zur ersten Zwischensehne fast bis zur Mittellinie; weicht dann lateral zurück. Er wird vom Beginn der zweiten Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis bei Rana, von der dritten an bei Bufo durch die Pars abdominalis des M. pectoralis bedeckt und zieht kopfwärts fleischig bis an den lateralen Rand des M. rectus abdominis heran, ohne ihn zu überschreiten. Nur die Pars scapularis zieht musculös auf der Aussenfläche des M. rectus abdominis weiter. Während somit bei Bufo und Pelobates in den von mir untersuchten Arten der M. obliquus abdominis externus ganz auf der Aussenfläche des M. rectus abdominis entweder fleischig oder sehnig hinzieht, geht bei Rana der letzte beckenwärts gelegene Theil des äusseren schrägen Bauchmuskels bald nur mit seinen Fleischfasern bis an den lateralen Rand des M. rectus abdominis heran, bald mit dem inneren seitlichen Bauchmuskel, wie Gaupp richtig beschreibt, noch eine kurze Strecke auf die Innenfläche des geraden Bauchmuskels.

Der innere seitliche Bauchmuskel.

Bei den von mir untersuchten Anuren ist auf der Rückseite das Beckenende des Muskels fast allgemein an der ventralen Fläche des Os ilei, das orale Ende am Querfortsatz des vierten Wirbels befestigt. Nur bei Pelobates fuscus geht das orale Ende gleich dem mittleren Theile des Muskels in die Fascia dorsalis über. Das durchaus abweichende Verhalten der Muskeln bei Bombinator igneus wird weiter unten besonders beschrieben werden.

Ventral deckt das Beckenende des inneren seitlichen Bauchmuskels mehr oder weniger die Innenfläche des M. rectus abdominis; das Kopfende zieht an Sternum, Herzbeutel, Lunge und Oesophagus heran.

In Folgendem findet man eine genauere Beschreibung der Verlaufsweise bei Rana fusca und Pelobates fuscus.

Rana fusca: Der Muskel geht vom lateralen Zipfel des Querfortsatzes des vierten Wirbels, dann bis zum Os ilei von einer die MM. intertransversarii dorsal deckenden Fascie aus. Bei der Ansicht vom eröffneten Bauche her liegen die M. intertransversarii und der M. ileo lumbaris, wie Schneider und Gaupp zuerst beschrieben haben, dem Rückenende unseres

Muskels auf. Sobald dieser aber in die Gegend des Os ilei gelangt ist, verbindet er sich zuerst mit der dorsalen Fläche des Os ilei, macht dann einen in einem reinen Querschnitt des Körpers verlaufenden ventral offenen Bogen und heftet sich weiter analwärts an der ventralen Fläche des Knochens an. An der Uebergangsstelle von der dorsalen auf die ventrale Darmbeinfläche bildet der Muskel auf der Rückseite eine Falte, auf der Bauchseite eine Tasche. Die Befestigung des Muskels an der ventralen Fläche des Os ilei deckt zum Theil den Ursprung des M. rectus femoris anticus und schneidet nicht weit oral vom lateralen Rande des Ileopsoas ab, wo dieser den ventralen Beckenrand überschreitet. Der caudale Rand des inneren schrägen Bauchmuskels wendet sich dann ventral gegen die Mittellinie des Körpers, in dem er seitlich von der Blase, einwärts vom M. cutaneus dorsi verläuft und die erste vom Becken aus gerechnete Portion des M. rectus abdominis erreicht. Er steigt dann auf der Innenfläche des M. rectus abdominis schräg oralwärts in die Höhe, bis er sich mit dem gleichnamigen Muskel der andern Seite im Bereich der ersten vom Becken aus gezählten Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis berührt. Von da bis zur zweiten Inscription des geraden Bauchmuskels tritt er gegen den lateralen Rand des M. rectus abdominis zurück. Vom Bauch aus gesehen bilden die Ränder des M. obliquus abdominis internus auf der Innenfläche des M. rectus abdominis ein X mit kurzen caudalen und langen oralen Schenkeln. Die letzten oral gelegenen Theile des M. rectus abdominis und die anstossende Partie des M. sterno-hyoideus werden vom inneren seitlichen Bauchmuskel eine Strecke weit von aussen her bedeckt, ehe der innere seitliche Bauchmuskel selbst an Herzbeutel, Lunge und Oesophagus herangeht.

Pelobates fuscus: Das Beckenende des Muskels überzieht auf der Bauchseite die laterale Partie der Innenfläche des M. rectus abdominis in der Beckengegend, ohne jedoch die Linea alba an irgend einem Punkte zu erreichen. Der Muskel tritt dann lateral bis an den Rand des geraden Bauchmuskels zurück und geht oral vor der Aussenfläche des M. rectus abdominis an das Sternum, den Herzbeutel, die Lunge und den Oesophagus. Die am Oesophagus festgeheftete Abtheilung des Muskels zieht aber nicht, wie bei Rana und Bufo, zum Querfortsatz des vierten

Wirbels, sondern verläuft von der Stelle, wo sie die Längsmuskulatur des Rückens erreicht, um 90° gedreht, fast sagittal gegen den Schwanz zu, um an der Fascia dorsalis in der Höhe des Os ilei zu enden und mit der gemeinschaftlichen Sehne des Rückentheiles beider seitlichen Bauchmuskeln zu verschmelzen. Von dieser Sehne gilt das schon oben gelegentlich der Beschreibung des äusseren seitlichen Bauchmuskels Gesagte. Die dorsale Sehne der seitlichen Bauchmuskeln ist bei Pelobates fuscus so breit und so locker an der Unterlage befestigt, dass man bei Pelobates am besten unter allen Batrachiern ihre dorsale Lagerung zur langen Rückenmuskulatur erkennen kann. Nur das caudale Ende des inneren ist fest mit der ventralen Fläche des Os ilei verbunden, wie bei Rana und Bufo; sonst geht der Muskel auf der Rückseite des Körpers ganz in die Fascia dorsalis über.

Bombinator igneus: Der äussere seitliche Bauchmuskel geht dorsal nur bis an das orale Viertel des Os ilei herab und wird hier nicht allein von dem M. latissimus dorsi bedeckt, sondern sogar noch um einige Millimeter caudalwärts überragt[1]). Von dem Mittelstück des Os ilei bis zum letzten caudalen Viertel liegt der innere seitliche Bauchmuskel frei, unter ihm tritt der bei Bombinator igneus mächtig entwickelte Glutaeus frei zu Tage, der bei den übrigen von mir untersuchten anuren Batrachiern nicht ventral zu dem caudalen Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels, sondern dorsal zu ihm gelegen ist. Da der M. glutaeus von der hinteren Extremität aus gegen das Becken hin auswächst, wie ich in einer späteren Abhandlung zeigen werde, so ist die verschiedene Lagerung zu den seitlichen Bauchmuskeln bei den verschiedenen Batrachiern begreiflich. Der Muskel schiebt sich eben bei seinem oral gerichteten Wachsthum bald ventral bald dorsal von dem caudalen Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels vor; er entsteht nicht in seiner ganzen Länge auf einmal.

Während nun in Uebereinstimmung mit der dorsalen Lage des oralen Glutaeusendes bei den meisten Batrachiern das caudale Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels im Laufe des

1) Schon Götte (Unke) hat diese Verschiedenheit der Topographie zwischen Bombinator und anderen Batrachiern hervorgehoben (pag. 470). Maurer (Morphol. Jahrbuch, Bd. 22, pag. 248) hat dasselbe Verhalten wie bei Bombinator auch für Dactylethra nachgewiesen.

Wachsthums die ventrale Fläche des Os ilei erreicht, fehlt bei Bombinator igneus dem inneren seitlichen Bauchmuskel diese Anheftungsstelle für das caudale Ende seines dorsalen Randes. Die dorsale Insertion des inneren seitlichen Bauchmuskels liegt an der oralen Spitze des Os ilei, dann ganz dorsal von der längsverlaufenden Rückenmuskulatur in der Fascia dorsalis.

Ventral zum M. glutaeus heftet sich bei Bombinator igneus nur das orale Ende des M. rectus femoris anterior an (vergl. Fig. 2).

Beim Frosch wird auch der M. rectus femoris anterior ebenso wie der M. glutaeus noch eine Strecke weit vom caudalen Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels überlagert (vergl. Fig. 1).

Der ventrale Rand des inneren seitlichen Bauchmuskels setzt sich der Reihe nach an den Oesophagus, die Lungenwurzel, den Herzbeutel, das Sternum und legt sich dann, über den lateralen Rand der vier Abtheilungen des M. rectus abdominis hinwegschreitend, auf die Innenfläche dieses graden Bauchmuskels, indem er in dem mittleren Theile näher an die Linea alba heranrückt, als an den beiden Enden.

Der äussere seitliche Bauchmuskel zieht in der Beckengegend in stark schräger Richtung vom Rücken gegen die Bauchfläche, so dass er fast in gleicher Höhe mit dem inneren seitlichen Bauchmuskel am lateralen Rande des M. rectus abdominis anlangt, den er von aussen her überdeckt. Doch nähern sich die Fasern des äusseren seitlichen Bauchmuskels an keiner Stelle soweit der Linea alba, als dies bei dem einwärts vom Rectus abdominis gelegenen inneren seitlichen Bauchmuskel der Fall ist.

Der grade Bauchmuskel hat drei Inscriptiones tendineae bis zur knorpligen Bauchrippe, wie Goette[1]) dies schon dargestellt hat.

Der M. pectoro-abdominalis geht von der ersten oralen Portion des M. rectus abdominis hoch oralwärts in der Linea alba beginnend schräg lateral bis zur 2. Inscription tendinea hin und deckt nicht allein den Rectus sondern auch die Fasern des äussern schrägen Bauchmuskels, soweit sie selbst dem M. rectus abdominis aussen aufliegen.

---

1) Unke, Tafel XIX, Fig. 343.

Bei Götte findet sich die Abbildung eines Querschnittes der Bauchmuskeln einer älteren Larve der Unke während der Metamorphose in Fig. 339 seines grossen Werkes über die Entwickelung der Unke. Mir standen zwar keine Unkenlarven zu Gebote, so dass ich bei der mangelnden Angabe über die Lage des Querschnittes mich eines Urtheiles enthalten will. Legt man aber durch eine fertige Unke im Bereich des 3. bis 8. Wirbels Querschnitte, so werden sich dieselben Bilder ergeben müssen, wie bei Götte, und doch ist die von Götte und neuerdings auch von Maurer[1]) vertretene Ansicht, es handle sich hier um analoge Verhältnisse wie bei den Urodelen nicht zutreffend.

Denkt man sich den inneren seitlichen Bauchmuskel der Batrachier aus dem Körper herauspräparirt, so wird, abgesehen von der theilweisen Segmentirung bei Urodelen, der Muskel ein orales und anales Ende, einen ventralen und dorsalen Rand haben. Da nun das orale Ende an den Oesophagus, die Lunge und den Herzbeutel herangeht, so verlaufen schon bei den Urodelen die Fasern nicht mehr schräg an dieser Stelle, sondern mehr oder weniger in der Längsaxe des Leibes. Während aber bei den Urodelen unter dem für die Eingeweide bestimmten Abschnitt eine lange Strecke folgt, wo der innere seitliche Bauchmuskel von der Wirbelsäule aus nach der ventralen Bauchseite sich hinzieht, so verkürzt sich diese Parthie bei den Anuren in Uebereinstimmung mit der Zahl der zu den Bauchmuskeln gelangenden Nerven. Der Einfachheit wegen möge der orale Abschnitt des inneren seitlichen Bauchmuskels der Eingeweidetheil, der folgende aber der Haupttheil heissen, wenn er auch bei den anuren Batrachiern verkürzt ist. Bei Rana fusca geht der für die Eingeweide bestimmte Theil des inneren seitlichen Bauchmuskels an den Querfortsatz des vierten Wirbels, stimmt also der Lage nach mit den Verhältnissen bei Urodelen überein. Bei Bombinator igneus geht aber der Eingeweidetheil des Muskels weit tiefer herab, bis zur Spitze des Os ilei in der Höhe des 8. Wirbels. Dass er aber ursprünglich weder bei Rana mit dem 4. Wirbel, noch bei Bombinator mit dem Os ilei irgend etwas zu thun gehabt habe, geht aus der Nervenvertheilung im Muskel hervor und aus der That-

1) Anatomischer Anzeiger. XI. Bd. pag. 457.

sache, dass bei Pelobates auch dieser Theil des Muskels in die Fascia dorsalis einstrahlt.

Die Nervenstämme des Eingeweidetheiles verlaufen beim Frosch quer zur Faserrichtung des Muskels, während sie an den übrigen Abschnitten in der Faserrichtung selbst verlaufen. Die intramusculäre Strecke der Nervenverzweigung dehnt sich im Eingeweidetheil oral und caudal aus, während sie im Hauptttheil der seitlichen Bauchmuskeln ventral und dorsal gerichtet ist. Das Wachsthum ist somit ein grade entgegengesetztes im Eingeweide- und im Hauptttheil des inneren seitlichen Bauchmuskels der Anuren. Daher sind auch im Hauptttheil des inneren seitlichen Bauchmuskels der Anuren die Muskelfasern gegen die Richtung der übrigen Fasern und gegen die Faserrichtung bei den Urodelen um 90° gedreht. Der dorsale Rand des Eingeweidetheiles entspricht dem oralen Rande des Hauptttheiles und nur die Befestigungsstelle am vierten Wirbelquerfortsatze bei Rana, an der Spitze des Os ilei bei Bombinator und weiter an der Fascia dorsalis stellt den eigentlichen dorsalen Rand des Muskels dar. Von hier strahlt er fächerartig aus und während die übrigen Fasern des Muskels wie gesagt in der Gegend des M. rectus abdominis enden, also mit einem ventralen Rande, enden die ausgespreitzten Fasern an Oesophagus, Lunge und Herzbeutel mit oralem Rande, der, auf die übrigen Fasern des Muskels bezogen, dem ventralen Rande gleichzusetzen ist.

Der topographisch dorsale Rand des Eingeweidetheiles unterscheidet sich auch wesentlich von dem dorsalen Rande des Hauptttheiles dadurch, dass er sich bei Anuren nicht an der Fascia dorsalis befestigt, sondern frei über den M. ileo-lumbaris (Ecker Frosch) hinragt. (Fig. 1 u. 2.)

Während bei den Urodelen der Eingeweidetheil des inneren seitlichen Bauchmuskels sich nur in dem Segment und ein wenig oralwärts darüber hinaus vorfindet, wo auch seine dorsale Befestigung liegt, rückt er bei den Anuren von Rana zu Bombinator hin weiter analwärts. Dadurch werden die dorsalen Anheftungsstellen des Hauptttheiles bei den Anuren zusammengedrängt und die ventralen Enden müssen, wie die Figuren 1 und 2 zeigen, fächerartig ausstrahlen.

Legt man demgemäss Querschnitte durch den Hauptttheil der Bauchmuskeln bei Urodelen, so hat man in demselben Schnitt

das, was man Ursprung und Ansatz nennt, und neben der dorsalen und ventralen Anheftungsstelle noch die ganze dazwischenliegende Strecke eines und desselben Muskelabschnittes. Bei den Anuren dagegen kann man wegen der Zusammenschiebung des dorsalen Randes und der fächerartigen Ausbreitung des ventralen Randes auf einem Querschnitt nicht ein und denselben Muskelabschnitt verfolgen. Neben der Anheftungsstelle des einen Abschnittes sind die mittleren Parthien der nächstgelegenen Fasern getroffen und der ventrale Theil des Querschnittes gehört wieder anderen Fasergruppen an. Legt man gar durch den Leib eines Bombinator igneus einen Querschnitt, so ist wegen der Verlängerung des Eingeweidetheiles ein directer Vergleich mit den Lageverhältnissen bei Urodelen noch viel schwieriger. Das orale Ende des dorsalen Randes ist gar nicht an der Wirbelsäule sondern an der Spitze des Os ilei befestigt. Wegen der Drehung und Verlängerung des Eingeweidetheiles muss dieser eine grössere Strecke der ventralen Längsmuskeln der Wirbelsäule überlagern, der Haupttheil kommt gar nicht mehr in diese Gegend.

Demgemäss ergibt sich, dass der Haupttheil bei Urodelen ventral, bei Anuren dagegen dorsal von der Wirbelsäule liegt. Gleichzeitig zeigt sich aber auch, dass die Lagerungsverhältnisse des Haupttheiles mit dem des Eingeweidetheiles bei Anuren nicht verglichen werden können, und dass die Beurtheilung von mikroskopischen Schnitten bei der Feuerkröte wegen des Uebergreifens des einen Theiles in das Gebiet des anderen ohne Uebersichtsbilder an makroskopischen Präparaten ungemein erschwert ist.

Es fragt sich nun: hat man ein Recht aus der Lagerung eines Muskels eine Homologie zu erschliessen oder zu verneinen? Da scheint es mir nach den mitgetheilten Thatsachen einfach nicht erlaubt zu sein, das eine oder das andere zu thun.

Bald liegt derselbe Muskel ventral, bald dorsal zu einem und demselben Muskel bei demselben Thier, je nachdem man diesen oder jenen Abschnitt der Theile untersucht. Bei der einen Thiergruppe liegen dieselben Muskeln ventral zur Wirbelsäule, die bei der andern dorsal gelagert sind. Derselbe Muskel liegt bei der einen Species nach aussen von einem anderen Muskel, der ihn umgekehrt bei einer nahe verwandten Art von aussen bedeckt. Muskeln ziehen zu Theilen hin, die sie bei nahe

stehenden Arten nicht erreichen; sind hier kurz, wo sie bei einer anderen ähnlichen Art eine bedeutende Länge aufweisen.

Dies Alles erklärt sich aus dem Wachsthum der Muskeln von der Stelle des Nerveneintrittes; aus den Wanderungen, welche Muskelanlagen und ganze Muskeln durchmachen und durch das schnellere oder langsamere Wachsthum der benachbarten Theile.

Die Bauchmuskeln wachsen dorsal- und ventralwärts aus; es ist deshalb aus der definitiven Lagerung der Theile kein Rückschluss auf den ursprünglichen Zustand zu machen. Ein Gesichtspunkt, der der Förderung unseres Verständnisses embryologischer Vorgänge wesentlich geschadet hat, ist der unentwegte Glaube an die stete Wiederholung der definitiven Formen eines älteren oder tiefer im System stehenden Thieres bei höher stehenden Verwandten: die Weiter- oder Rückbildung fertiger Gestaltungen [1]).

Aber sowohl embryonale Zellen als embryonale Gewebe erleiden Variationen, die in ihrem Endresultat an fertigen Formen die Continuität der Reihen nicht erkennen lassen. Daher wird die Palaeontologie an ihrem Material kein übersichtliches Bild der Entwicklung geben können. Die Zwischenformen sind verloren gegangen, weil beim Uebergang von einer fertigen Form in eine andere die Veränderung im Embryo der neuen Form aufgetreten war. Daher wird man neben den caenogenetischen Befunden, die für die embryonale Periode ohne jede Vorstufe und Bedeutung in fertigen Thieren neue fortbildungsfähige Zustände ergeben, auch noch solche Variationen im Embryo von den palingenetischen Vorgängen abzweigen müssen, die für das zugehörige fertige Thier neue, in den Ahnen nicht vorgebildete und nicht vererbte Organisationen einleiten. Selbstverständlich werden diese caenogenetisch aufgetretenen Abänderungen für die Nachkommen durch Vererbung so lange wieder zu palingenetischen werden, als sie dem Gesetze des survival of the fittest, den inneren und äusseren

---

1) Gegenbaur, Caenogenese, in Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Würzburg 1888.

2) Ch. Sedgwick Minot, Vererbung und Verjüngung, im Biologischen Centralblatt. XV. Bd. pag. 585.

3) M. Nussbaum, Nerv und Muskel, in Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Strassburg 1894.

Bedingungen entsprechen. Die scheinbaren Sprünge, wie wir sie bei dem Uebergange von einer Klasse zur anderen, von einer Ordnung zur anderen finden, sind um so grösser, wenn die neu auftretente Variation an embryonalen Zellen und nicht an embryonalen Geweben vor sich ging, wie ich das nächstens bei der Schilderung der Entwicklung der Extremitätenmuskulatur darthun werde.

Aber auch die Variationen an fertigen Geweben sind im Embryo schon so gross, dass eine continuirliche Weiterbildung aus einer fertigen Form in eine neue unverständlich bleiben müsste, wenn wir nicht die Entwicklungsgeschichte in die Untersuchung und Betrachtung mit einbeziehen könnten.

Hierfür einige Beispiele.

Der Haupttheil des inneren seitlichen Bauchmuskels der Urodelen liegt ganz nach innen von der Wirbelsäule, der Haupttheil des inneren seitlichen Bauchmuskels der Anuren liegt nach aussen und dazwischen gibt es keinen Uebergang. Es wird noch leichter, das Gesagte an der relativen Lage des M. latissimus dorsi und des äusseren seitlichen Bauchmuskels zu erläutern. Bei Rana deckt der Musculus obliquus abdominis externus den M. latissimus dorsi zum Theil; bei der Unke liegt der M. latissimus dorsi auf dem M. obliquus abdominis externus. Da ist ebenfalls kein Uebergang von der einen fertigen Form zur anderen möglich oder denkbar. Der anale Theil des inneren seitlichen Bauchmuskels liegt bei Rana ventral von M. rectus femoris und M. glutaeus, bei Bombinator dorsal zu diesen Muskeln. Wo ist da ein Uebergang beim fertigen Thier? Die freien Enden der Muskelanlagen wachsen eben von der Eintrittstelle der Nerven im Embryo zu der Gestaltung aus, welche die Species charakterisiren. Vielleicht könnte man die Sache verständiger finden, wenn man die Variationen jedesmal in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgt dächte. Wir sind aber vor der Hand noch weit davon entfernt, bestimmte Ursachen dafür angeben zu können; es fehlt das Beobachtungsmaterial.

Der vorhin besprochene Eingeweidetheil des inneren Bauchmuskels der Batrachier, den ich wegen seiner Lagebeziehungen

zu Lunge, Herzbeutel und Oesophagus, zu den beiden Aorten als den Zwerchfellmuskel der Batrachier bezeichnen möchte, ist auch nach einer anderen Richtung hin von einigem Interesse.

A. Schneider gibt in seinen Beiträgen zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere p. 126 an, das bei Salamandra maculata der M. transversus abdominis „am Sternum eine Art Diaphragma bilde, indem seine Fasern an die hintere Fläche des Herzbeutels und an den Oesophagus treten und mit den Muskeln des letzteren verschmelzen".

Bei den Anuren soll nach Schneider der M. obliquus abdominis internus am Oesophagus dicht hinter dem Kehlkopf aufhören, ein Diaphragma bilden, das jedoch mit dem wirklichen Diaphragma nichts gemein habe, als die Gestalt. „Bei Pipa geht von der dorsalen Fläche des Peritoneum an die innere Fläche der Lunge ein kleiner Muskel, welcher als die erste Andeutung eines Zwerchfells betrachtet werden kann" (l. c. p. 141).

Schon im resümirenden Theile des vorigen Abschnittes wurde darauf hingewiesen, dass man aus der Lage und der Funktion eines Muskels keine Homologie erschliessen oder verneinen könne. Muskeln wandern und können so leicht die eine Leistung mit der entgegengesetzten vertauschen. Wenn daher bei den Säugern durch das Zwerchfell die Pleurahöhle von der Bauchhöhle getrennt wird, bei den Batrachiern aber nicht, wenn der Zwerchfellmuskel der Batrachier bei der Exspiration wirkt, der gleiche Muskel der Säuger bei der Inspiration; so hindert doch nichts, das Zwerchfell der beiden Klassen für homolog zu erklären, wenn es in beiden Gruppen embryologisch gleichartig abgeleitet werden kann, und wenn es von gleichwerthigen Nerven versorgt wird.

Bevor aber auf diese Betrachtungen näher eingegangen werden kann, finde zuvor eine Beschreibung des Zwerchfelles der Crocodile hier ihren Platz.

Das Diaphragma der Krokodile.

Den Zwerchfellmuskel der Crocodile hat Rathke[1]) aus-

1) H. Rathke, Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile, Braunschweig 1866.

führlich beschrieben. Für die Frage nach der Abhängigkeit des Muskelwachsthums vom Nerveneintritt schien mir dies Objekt von ganz besonderem Werth zu sein. Meinem Freunde und Collegen Herrn Professor Schiefferdecker bin ich daher zu ganz besonderem Danke für die gütige Ueberlassung eines ausgezeichnet conservirten jungen Gavial von Sumatra verpflichtet.

Rathke[1]) hat gleich seinen Vorgängern, wie Tiedemann, J. F. Meckel und Stannius, den Muskel für einen Einathmungsmuskel angesprochen und ganz besonders darauf hingewiesen, dass man ihn „in morphologischer Hinsicht wohl nicht als gleichbedeutend mit dem Zwerchfell der Säugethiere ansehen dürfe, weil er durch seinen Ursprung von dem Becken und durch seinen Uebergang auf die Leber sich bedeutend anders verhält, als der musculöse Theil des Zwerchfelles der Säugethiere".

Die Innervationsverhältnisse des Muskels sind, soweit mir dies bekannt geworden ist, bisher nicht genauer untersucht worden. Und doch hätte die Kenntniss des Verhaltens der Nerven im fertigen Thier oder das Studium der Entwicklung des Muskels allein den Beweis für oder gegen die Anschauung von Rathke über den morphologischen Werth des Muskels abgeben können.

Würde nämlich der Muskel, was von vornherein sogar hätte erwartet werden müssen, aus dem Plexus brachialis wie bei den Amphibien, oder aus den oberen Halsnerven wie bei den Säugern innervirt, so würde die abweichende Lagerung des Muskels bei den Crocodilen nicht gegen eine Homologisirung mit dem Zwerchfellmuskel der übrigen Wirbelthiere sprechen. Auch die veränderte Mechanik könnte keinen Gegengrund für die Homologisirung abgeben.

Indem ich nun an der Hand der Rathke'schen Beschreibung die Lage und Anordnung des Muskels beim Gavial und Kaiman studirte, fand sich gleich bei der Untersuchung der Pleurasäcke das wirkliche Verhalten der Theile anders, als es Rathke dargestellt hatte. Nach unserem Autor sollen vorkommen[2]): In der Rumpfhöhle bei den Crocodilen sechs seröshäutige

1) l. c. pag. 169.
2) l. c. pag. 164.

Säcke: also zwei mehr als bei den Säugethieren. Es sind dies der Herzbeutel, zwei Brustfellsäcke, zwei mässig grosse Säcke, von denen jeder einen Theil eines Leberlappens einhüllt, und der Sack des Bauchfells.

Da bei einem so ausgezeichneten Anatomen wie Rathke eine nicht auf Beobachtung beruhende Beschreibung ausgeschlossen ist, so müssen die Unterschiede im Verhalten der Theile offenbar auf Speciesunterschieden beruhen. Leider fehlt bei Rathke eine Angabe darüber, welche Art er seiner Schilderung zu Grunde gelegt habe. Es zeigt sich aber immer deutlicher, dass abgesehen von individuellen Verschiedenheiten, die Abweichungen selbst der kleinsten Theile so gross sind, dass das nach Präparationen an einer Art gewonnene Bild für die nächstverwandte Art nicht mehr zutrifft. Rana fusca und Rana esculenta sind in der Anordnung jedes einzelnen Muskels, in der Form ihrer Zellen und deren Derivate durchaus verschiedene Thiere, obwohl sie sich so ungemein nahe stehen.

Bei Gavialis Schlegelii fand sich folgendes:

Beide Lungenspitzen ragen frei in den Pleuraraum der betreffenden Körperhälfte hinein. Die ventrale, laterale und dorsale Fläche ist ebenfalls frei beweglich. Die übrigen Flächen der Lunge verhalten sich auf den beiden Körperseiten verschieden.

Die linke Lunge ist an ihrer caudalen Fläche lateral mit der Leber auf eine kurze Strecke verwachsen; im weiteren Verlauf gegen die ventrale Fläche sind Leber und Lunge durch eine tiefe Einbuchtung der Pleura visceralis getrennt. Die mediale Hälfte des oralen Leberrandes ist ventral wieder durch lockeres Bindegewebe ohne Niveauverschiedenheit an der Lunge befestigt. Dadurch bekommt der linke Pleurasack eine eigenartige Gestalt. Sobald die Pleura die Leber seitlich an ihrem oralen Rande erreicht hat, geht sie bogenförmig über die ventrale Fläche der Leber dem caudalen Rande genähert vor und bildet eine über mehr als zwei Drittel der ventralen Leberfläche sich erstreckende Tasche. Diese Tasche ist vom Pleuraraum aus nur von der Seite her zugängig; geschlossen dagegen, sobald die zwischen Lunge und Leber befindliche Einbuchtung zu Ende geht. Von da aus hält sich die Pleura an die Grenze zwischen Lunge und linkem Leberlappen, so dass der Anhangsraum der linken Pleura-

höhle sich nur auf die seitlichen Parthien der ventralen linken Leberfläche hin erstrekt.

Leber- und Lungengrenze verlaufen von der Rückseite gegen die Bauchfläche schräg gegen den Kopf aufwärts. Geht die linke Leber zu Ende, so trifft sich die Pleura auf eine kurze Strecke mit dem Herzbeutel, dem weiter oralwärts, der Trachea anliegend die Thymusdrüse folgt. In halber Höhe der Thymus wird die weiter oral gelegene Parthie der Lunge frei, die Pleura umkreist den Hilus, überzieht den links abweichenden Oesophagus und lässt median einen breiten Streifen der dorsalen Lungenfläche unbedeckt.

Durchschneidet man Lunge und Leber durch einen dorsal von der Vorderextremität gelegenen Längsschnitt, so ist die caudale Lungenfläche mit der Leber durch lockeres Bindegewebe verbunden. Führt man den Schnitt durch den Zwerchfellmuskel bis auf den Magen weiter, ohne diesen zu verletzen, so zeigt sich zwischen Magen und linkem Leberlappen ein seröser Raum, der vollständig abgeschlossen ist und von einer weiter unten näher zu beschreibenden Sehne des Zwerchfellmuskels durchzogen wird.

Oral von diesem serösen zwischen Magen und Leber gelegenen Sacke trifft man am dorsalen Leberrande den letzten Ausläufer einer anderen serösen Höhle, die dorsal vom Herzbeutel gegen den dorsalen Rand der rechten Leber sich erstreckt. (Der Sagittalschnitt durch rechten und linken Leberlappen ist fast dreiseitig, so dass ein abgerundeter dorsaler Rand und auf der ventralen Fläche ein oraler und ein caudaler Rand unterschieden werden können.)

Die rechte Lunge ist an ihrer caudalen Fläche wiederum an die Leber, spec. den rechten Leberlappen festgeheftet; doch in ganz anderer Weise als auf der linken Körperseite. Die Grenze beider Organe steigt wie links von der Rückseite gegen die Bauchfläche schräg oralwärts auf. Doch sind grade im Anfang dieser Grenze an der Seitenwand des Körpers Lunge und Leber nicht wie links durch eine tiefe Bucht getrennt, sondern die ventralen Flächen gehen ohne Niveauverschiedenheit in einander über; nach der Mediane zu trennt Lunge und Leber eine ventral gelegene flache Einsenkung. Die Pleura hält sich

an die Grenzen beider Organe. Auf dem lateral vom Schnitt durch Lunge und Leber gelegenen Theil des rechten Leberlappens fand sich ein erbsengrosses fast kreisrundes Loch in der Pleura, wodurch die rechte Pleurahöhle mit einem fast die ganze ventrale Fläche des rechten Leberlappens deckende seröse Höhle in offener Verbindung stand.

Der orale Rand des rechten Leberlappens geht kopfwärts weiter vor als der des linken Lappens, so dass die Pleurahöhle der rechten Körperhälfte kaum mit dem Herzbeutel in Berührung kommt. An der Stelle, wo sich die Thymusdrüse in den offenen Winkel zwischen Herzbeutel und rechtem Leberlappen eindrängt, wird die Lungenspitze frei beweglich, also in etwas grösserer Ausdehnung als links, wo dieser Zustand erst in halber Höhe des Thymus auftrat.

Macht man rechts einen dem linken gleich orientirten Längsschnitt durch Lunge und Leber, so findet man die caudale Lungenfläche mit der oralen Fläche des rechten Leberlappens (es gibt eine orale, eine ventrale und dorsale Leberfläche) nicht völlig verwachsen, sondern durch einen serösen Spalt getrennt, dessen letzten Ausläufer nach links hin dorsal vom Herzbeutel wir vorhin schon erwähnt haben. Der Sack ist völlig abgeschlossen, stösst aber wie links an die seröse Höhle zwischen linkem Leberlappen und Magen, so rechts am dorsalen Leberrande an die seröse Begrenzung der Bauchhöhle. Der Sack selbst ist völlig geschlossen.

Ausser diesen serösen Höhlen bestehen seitlich vom Herzbeutel die von Rathke Leberfelle genannten serösen Höhlen. Beim Gavialis Schlegelii ist die linke grösser und erstreckt sich dorsal auf den Herzbeutel und einen nicht geringen Abschnitt der ventralen Fläche des linken Leberlappens von der Mediane aus. Der rechte seröse Sack ist nur ein enger Spalt zwischen rechtem Leberlappen und Herzbeutel. Auch diese Säcke sind völlig geschlossen. Die seröse Höhle, die sich von der oralen Fläche des rechten Leberlappens dorsal vom Herzen nach links hinzieht, communicirt nicht mit den Rathke'schen Leberfellen, liegt vielmehr dorsal von dem linken „Leberfell", so dass dieses zwischen Herzbeutel und der von rechts nach links zwischen

Leber und Lunge sich erstreckenden serösen Höhle eingeschoben ist.

Man kann demgemäss bei dem von mir untersuchten Gavial im Rumpfe 2 Pleurahöhlen, einen Herzbeutel, eine Bauchhöhle, und um die Leber herum noch vier weitere Höhlen nachweisen. Dorsal vom Herzbeutel zwischen rechter Lungenbasis und rechtem Leberlappen beginnend, nach links hinziehend der Saccus hepato-pulmonalis; zwischen Leber und Herzbeutel Saccus hepato-pericardiacus dexter und sinister; zwischen Magen und linkem Leberlappen Saccus hepato-gastricus.

Bei Alligator lucius verhalten sich die serösen Räume ganz anders als beim Gavial. Der Appendix des rechten Pleuraraumes geht nicht soweit auf der ventralen Leberfläche caudalwärts als beim Gavial. Der mediane Zipfel des rechten Leberlappens wird wie derselbe Theil des linken Leberlappens in den entsprechenden Saccus hepato-pericardiacus eingehüllt. Die caudalen Flächen der Lungen sind auf beiden Seiten durch eine tiefe ventrale Bucht von der Leber getrennt und die Communication zwischen dem eigentlichen Pleuraraum und ihrem auf der ventralen Leberfläche jeder Seite gelegenen Appendix ist sehr breit. Endlich communicirt der Saccus hepato-gastricus hinter dem Herzbeutel her mit dem Saccus hepato-pulmonalis, der wie beim Gavial zwischen oraler Leber- und caudaler Lungenfläche auf der Rückseite gelegen ist.

Die Bauchhöhle ist beim Gavial soweit eingeengt, dass nur die dorsale Fläche des rechten Leberlappens zum Theil, die Gallenblase, ein kleiner Theil des rechts gelegenen Magenabschnittes gegen den Pylorus zu dorsal und oral einen Bauchfellüberzug besitzen; die Dünndärme ragen dagegen wie bei anderen Thieren ganz in den Bauchraum hinein.

Die Bauchhöhle ist von den übrigen serösen Höhlen des Rumpfes völlig getrennt. Ob die um die Leber herum gelagerten Spalten auf die ursprüngliche Pleuroperitonealhöhle sich zurückführen lassen, oder ob sie secundär erworbene Spalten seien, wird sich nur durch eingehende entwicklungsgeschichtliche Studien feststellen lassen.

Was nun den Zwerchfellmuskel anlangt, so ist sein caudales Ende, wie Rathke angegeben hat, zum Theil an der letzten

Bauchrippe und am Schambein, zum Theil am Darmbein befestigt. Die beiden Portionen sind durch einen dreieckigen Spalt in der Beckengegend getrennt, ziehen dann als dünne Muskeln ventral und oralwärts, wobei die laterale Portion, die am Becken schmal und dick war, sich mehr und mehr der Fläche nach entfaltet.

Die weitere Beschreibung weicht in einigen Punkten von der Darstellung Rathke's ab; in anderen schliesst sie sich derselben an.

Die Muskeln gehen von der Medianebene beginnend zuerst an den Herzbeutel, auf die ventrale und dorsale Fläche des caudalen Leberrandes, an den lateralen Zipfel der Pleura, und links auf den Oesophagus, rechts dagegen auf den Theil der Dünndärme, der von der Leber aus zuerst caudalwärts zieht und dann an einem grossen Gekröse befestigt in den frei beweglichen Theil der Dünndärme übergeht. Zwischen Magen und dem am rechten Zwerchfellmuskel befestigten Theil des Dünndarmes liegt eine dicht gezogene Doppelkrümmung des Dünndarmes, die selbst vom Bauchfell überkleidet frei beweglich ist, deren Anfang und Endstück aber in der Mittellinie vor der Wirbelsäule wieder so dicht an einander rücken und mit der dorsal und fast median gelegenen Einmündung des Oesophagus in den Magen so benachbart sind, dass hieraus das abweichende Verhalten der beiden Hälften des Zwerchfellmuskels rechts und links von der Leber erklärlich wird. Der bei den Säugethieren kleine Curvatur genannte Magenabschnitt ist beim Gavial fast verschwindend klein, und da die auf den Magen folgenden frei beweglichen Darmschlingen sagittal gestellt sind, so muss der linke dorsale Rand des Zwerchfellmuskels von der Leber und Pleura auf den Oesophagus, der rechte dorsale Rand aber auf den absteigenden Theil des Dünndarmes übergehen.

Caudalwärts von der Anheftung an Oesophagus und Dünndarm gehen die beiden Muskelhälften in eine von den Sehnen der am weitesten lateral liegenden Muskelfasern durchzogene dorsale Umhüllung der Eingeweide über, so dass vom Becken aufwärts die Muskeln der beiden Körperseiten eine dorsal geschlossene bindegewebige Röhre bilden, in die von Strecke zu Strecke Sehnenzipfel der lateral gelegenen Muskelfasern des Zwerchfellmuskels einstrahlen. Der Muskel heftet sich somit nur

an Eingeweide oder an eine Sehne, die dorsal zwischen den lateralen Rändern der in beiden Körperhälften liegenden Muskeln ausgespannt ist.

Die Aorta descendens liegt, wie schon Rathke angegeben hat, ganz ausserhalb und dorsal von der Röhre des Zwerchfellmuskels. Wo aber der Oesophagus in den Magen übergeht, wird vom Rücken her die Röhre von der aus dem linken Aortenbogen stammenden Arteria coeliaca durchbohrt. Die Arteria coeliaca versorgt Oesophagus, Magen und Leber. Der Zwerchfellmuskel der Crocodile unterscheidet sich somit auch darin von dem anderer Thiere, dass die Aorta descendens nicht durch einen Schlitz desselben hindurchgeht. Durchschneidet man von dem Längsschnitt durch Lunge und Leber ausgehend die Fasern des linken Zwerchfellmuskelantheiles median bis zum freien Rand desselben an der Stelle, wo der caudale Leberrand dem Magen auf liegt, so wird der Saccus hepato-gastricus freigelegt. Dann sieht man auch, was bisher nicht bekannt war, dass ein ansehnliches Muskelbündel der dorsalen Leberfläche entlang mit einer halbmondförmigen Sehne auf den Magen übergeht. Die Sehne ist frei durch den Saccus hepatogastricus hindurchgespannt und geht erst caudal von dem Leberrande eine feste Verbindung mit dem Magen ein.

Es werden somit bei den Contractionen des Zwerchfellmuskels der Crocodile nicht allein Leber und Herz und mittelbar auch Lungen, Magen und die übrigen Eingeweide gegen das Becken hin verlagert und gegen die Bauchdecken gepresst; der Magen wird durch die an ihm endigenden Muskelfasern direct gegen das Becken hingeführt. Die Eingeweide müssen aber auch wegen der dorsalen sehnigen Verbindung der beiden Muskeln von den Seiten her zusammengedrückt werden. Da die Crocodile im Gegensatz zu den Batrachiern Rippen besitzen, so wird durch die Wirkung der Intercostalmuskeln und durch die Zusammenziehung des Zwerchfellmuskels die Lunge in den vergrösserten Raum angesogen werden und Luft in sie hineinstürzen. Lässt die Wirkung des Zwerchfellmuskels und der Intercostalmuskeln nach, so sinkt die Lunge zusammen, da der vorher für sie disponible Raum sich wieder verkleinert.

Während bei den Batrachiern die Bauchmuskeln Exspira-

tionsmuskeln sind und nur der orale Theil des inneren seitlichen Bauchmuskels durch seine eigenartige Befestigung an der Lungenwurzel bei der Ausathmung nicht wie die übrigen Theile der Bauchmuskeln die Lunge zusammenpresst, sondern die Uebergangsstelle in den Kehlkopf offen hält, wird bei den Crocodilen zum ersten Male ein Theil des innersten Bauchmuskels ein echter Inspirationsmuskel, und durch ihn die Bauchhöhle von der Pleurahöhle getrennt.

Lassen sich nun ohne entwicklungsgeschichtliche Studien die morphologischen Beziehungen zwischen den von Bauchmuskeln abgeleiteten Athemmuskeln der Amphibien und Crocodile erkennen?

Ich glaube die Art der Nervenvertheilung in den Muskeln gibt hierüber genügenden Aufschluss.

Beim Frosch erhält der orale, i. e. der Eingeweidetheil des inneren seitlichen Bauchmuskels aus dem Plexus brachialis seine Nerven, genau so wie das Zwerchfell der Säugethiere aus dem Plexus cervicalis superior und inferior.

Beim Gavial und Alligator sind es der 22. und 23. Rückenmarksnerv, die vereinigt zuerst quer über den Beckentheil des Muskels von dem Rücken aus nach der ventralen Medianlinie hinziehen und auf diesem Wege oral verlaufende Zweige abgeben, die auf der Aussenseite des Muskels verlaufen und Plexus bilden. Die andern aussen vom Zwerchfellmuskel gelegenen Bauchmuskeln erhalten bei Crocodilen der Quere nach verlaufende Aeste aller in ihrem Bereich liegenden Intercostalnerven. Der Zwerchfellmuskel der Crocodile ist somit der vom Becken aus oralwärts gewachsene caudale Endtheil der inneren seitlichen Bauchmuskulatur und hat morphologisch mit dem aus dem oralen Endtheil der Bauchmuskeln abgeleiteten Athemmuskel der Batrachier und auch dem der Säuger nichts gemein.

Während wir somit morphologisch und functionell einen directen Gegensatz finden zwischen dem, was als Zwerchfell bei Batrachiern und Crocodilen anzusprechen ist, ist das Verhalten des Zwerchfelles der Säuger ein Mittelding: morphologisch dem Zwerchfell der Batrachier gleichwerthig, functionell dem der Crocodile. Dabei ist es auffällig, dass von den Batrachiern aufwärts gerechnet die nächststehende Gruppe mit einem für die Inspiration bestimmten Athemmuskel ein Novum bildet, wenn sie

abweichend von der älteren Organisation nicht mehr das orale, sondern das caudale Ende des inneren seitlichen Bauchmuskels zum Zwerchfell umgestaltet und dieses nach dem Kopf zu auswächst. Die höheren Thiere verlassen wiederum diese bis jetzt allein bei Crocodilen bekannte Einrichtung und bilden ein echtes inspiratorisches Zwerchfell aus Zellenmaterial, das der Innervation nach zu schliessen von demselben Boden stammt, wie das bei der Exspiration functionirende Zwerchfell der Batrachier.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Fig. 1. Die Bauchmuskeln von Rana fusca von innen her gesehen. Oesophagus, Lunge und Herzbeutel sind angeschnitten und nach dem Kopf zurückgeschlagen. Die beigesetzten Zahlen bezeichnen die Wirbel. Das Becken ist an der Grenze des Os ilei und Os pubis durchschnitten und der Symphysentheil alsdann nach rechts in der Figur herumgelegt.

oe = Oesophagus, *l* = Lunge, *h* = Herzbeutel, *b* = Beckenknochen, *sh* und sh^1 = M. sternohyoideus, *il* = M. ileo lumbaris, *c. i* = M. ileococcygeus, *gl* = M. glutaeus, *r. a* = M. rectus femoris anterior, *c. d* = M. cutaneus dorsi, r^1 = Beckenportion des M. rectus abdominis, r^5 = Sternalportion des M. rectus abdominis, *i. B* = innerer seitlicher Bauchmuskel.

Der Eingeweidetheil des inneren seitlichen Bauchmuskels entspringt nur zum Theil lateral am Querfortsatz des vierten Wirbels und geht an den Oesophagus. Der folgende Theil des Muskels, beginnend mit Fasern für den Oesophagus, die Lunge, den Herzbeutel und das Sternum, entspringt von der Fascia dorsalis, lässt dorsal in einer halbmondförmigen Lücke seiner Muskelfasern das Fleisch des äusseren seitlichen Bauchmuskels durchschimmern, um dann wieder weiter gegen die Dorsalfläche der Rückenmuskeln fleischig zu sein, bis er mit seinem caudalen Ende von der ventralen Fläche des Os ilei entspringt und hier den M. rectus femoris anterior und den M. glutaeus deckt. Das ventrale Ende des Muskels deckt vom Becken beginnend die Innenfläcke des M. rectus abdominis, tritt dann gegen den lateralen Rand dieses Muskels zurück und legt sich in der Gegend des Sternum auf die Aussenfläche des M. rectus abdominis.

Besonders bemerkenswerth ist die Anheftung des ventralen Endes von M. cutaneus dorsi *c. d*, der genetisch zum äusseren seitlichen Bauchmuskel gehört, einwärts vom M. rectus abdominis. Man sieht in der Zeichnung das ventrale Ende *c. d.* dem M. rectus abdominis aufliegen und den Muskel im weiteren Verlauf unter den inneren seitlichen Bauchmuskel herkriechen. Von da verläuft der Muskel weiter, um sich an der Rückenhaut zu befestigen. Das letztere konnte in dieser Zeichnung nicht dargestellt werden. Der M. cutaneus dorsi liegt also einwärts vom M. rectus abdominis und auswärts vom inneren seitlichen Bauchmuskel.

Fig. 2. Die Bauchmuskeln von Bombinator igneus von innen her gesehen.

Das Präparat ist durch einen Längsschnitt in der Mitte der ventralen Körperwand gewonnen. Der Schnitt halbirt den Oesophagus. Die rechte ventrale Seite des Kopfes ist mit einer Nadel stark auf die Seite gezogen. Die linke Hälfte des Oesophagus mit dicht am Oesophagus abgeschnittenem Magen, die linke Lunge und ein Theil des Herzbeutels sind nach links gezerrt worden. Auf der rechten Seite ist der Oesophagus, die Lunge und der Herzbeutel von dem inneren seitlichen Bauchmuskel abgetrennt und nur ein Zipfel des Oesophagus als Fortsetzung der eröffneten Rachenhöhle im Präparat verblieben. Dadurch erscheint der rechte, innere seitliche Bauchmuskel in der natürlichen Lage; links ist er mit seinem dorsalen Rande umgeklappt und lässt hier den M. ileo lumbaris (*il*) ganz übersehen, den er auf der rechten Seite deckt. Der ventrale Theil der Bauchmuskeln ist nicht dargestellt. *V* ist der Schnittrand des Schultergürtels nach Entfernung des ventralen Theiles der Bauchmuskeln. Die Buchstabenbezeichnung ist dieselbe wie in Fig. 1. Der neunte Wirbel ist mit einer Zahl bezeichnet. Die Lage des Plexus brachialis ist angegeben.

Fig. 3. Die Bauchmuskeln von Salamandra maculata von innen her gesehen.

V = Schnittrand des Schultergürtels, *h* = Herzbeutel, *oe* = Oesophagus, *l* = Lunge, *tr. E* = Eingeweidetheil des M. transversus obdominis, *tr. H* = Haupttheil des M. transversus abdominis, *tr.* = M. transversus abdominis, *r. i* = M. rectus abdominis internus, *r. e* = M. rectus abdominis externus, *o. i* = M. obliquus abdominis internus, *o. e* = M. obliquus abdominis externus. Der vierte und sechste Wirbel sind mit Zahlen bezeichnet. Der zwlschen 4. und 5. Wirbel austretende Intercostalnerv schickt einen den Eingeweidetheil des M. transversus durchbohrenden Zweig zum Plexus brachialis.

Fig. 4. Das Beckenende der Bauchmuskeln der linken Seite einer

Larve von Rana fusca in der Gegend des lateralen Randes des M. rectus abdominis. Vom geraden Bauchmuskel sind nur Theile zweier Portionen dargestellt, um die Entfernung des äusseren seitlichen Bauchmuskels vom lateralen Rectusrande darzustellen und zu zeigen, dass der innere seitliche Bauchmuskel diesen Rand eben erst erreicht hat, während er beim erwachsenen Thiere die Innenfläche dieser Gegend des M. rectus obdominis bis zur Linea alba überzieht.

Die Vorderbeine lagen zum Durchbruch fertig unter der Haut. Das flach ausgebreitete Uebersichtspräparat ist bei Zeiss A, Oc. I gezeichnet.

a. B = äusserer seitlicher Bauchmuskel, *i. B* = innerer seitlicher Bauchmuskel, *R* = M. rectus abdominis, *N* = Nervenstamm, *R. c* = ein Hautast, *R. m* = der Muskelast für den geraden Bauchmuskel. Der Nervenstamm liegt anfangs in einer Lücke der Muskelfasern des inneren seitlichen Bauchmuskels, dann zwischen ihm und dem äusseren seitlichen Bauchmuskel. Der Hautast geht cutan, der Muskelast für den M. rectus abdominis peritoneal vom M. rectus abd. weiter in der Richtung der Inscriptio tendinea.

Die Fasern des inneren seitlichen Bauchmuskels haben geringere Abstände und sind mehr als doppelt so breit, als die weit von einander entfernten Fasern des äusseren seitlichen Bauchmuskels, der den lateralen Rand des M. rectus abd. noch nicht erreicht. Die Muskelfasern des Rectus sind wieder mehr als doppelt so breit als die des inneren seitlichen Bauchmuskels. In beiden Muskeln kommen aber auch dünnere und auch degenerirte Fasern vor. Der gerade Bauchmuskel ist schon mehrschichtig, die seitlichen aber noch einschichtig.

Fig. 5. Die vorderen und seitlichen Bauchmuskeln einer 4,5 cm langen Larve von Rana fusca von aussen gesehen. Die Hinterbeine der Larve haben kurze Schwimmhäute an den Zehen, die Vorderbeine stecken noch unter der Haut. Die inneren Kiemen und die Kiemenröhre sind noch vorhanden. Der Schwanz ist unverändert.

In der Mitte der Zeichnung sind die beiden M. rectus abdominis durch eine breite Linea alba getrennt, die durch Weiterentwicklung der Muskeln später verkleinert wird. Die medianen Fasern des Rectus stehen dichter als die seitlichen.

Es ist nur ein seitlicher quer verlaufender Bauchmuskel vorhanden, der dorsal die Rückenmuskeln und ventral den lateralen Rand des M. rectus abdominis noch nicht erreicht. Der Muskel wächst erst später nach diesen Richtungen aus.

Die Zeichnung soll gleichzeitig illustriren, dass die Hauptnervenstämme wie die Hautnerven nach aussen, d. h. cutanwärts von diesem primären seitlichen Bauchmuskel liegen und die Muskelnerven für den M. rectus abdominis innen, also peritonealwärts wie beim erwachsenen Thier.

Die cutan zu den Muskeln verlaufenden Hautnerven sind dunkel, die peritoneal gelegenen Muskelnerven des M. rectus abdominis sind matt gehalten.

Ausläufer der Hautnerven gehen zum Zweck der Plexusbildung in der Mittellinie von einer Körperhälfte in die andere über.

R = M. rectus abdominis, *L. a* = Linea alba, *R. c* = Hautnerv, *p. B* = primärer seitlicher Bauchmuskel, *N* = Nervenstämme, *R. m* = Muskelnerv zum M. rectus abdominis.

Ueber Randzellen und Secretcapillaren.

Von

Philipp Stöhr.

Hierzu Tafel XXII.

Die von Giannuzzi entdeckten „Halbmonde“ der Schleimspeicheldrüsen sind bekanntlich von R. Heidenhain (8, 9) als Ersatzzellen für die bei der Secretion zu Grunde gehenden Drüsenelemente angesehen worden, eine Auffassung, die von den Vertretern[1]) der Persistenz der Drüsenzellen beim Secretionsakt nicht angenommen werden konnte.

Von Jahr zu Jahr hatten sich die Beobachtungen gehäuft, welche zeigten, dass die Schleimzellen bei der Secretion nicht zu Grunde gehen; es war schon deshalb unwahrscheinlich, dass die Schleim secernirenden Elemente gewisser Speicheldrüsen hiervon eine Ausnahme machen sollten. Weitere Untersuchungen führten denn auch zu Resultaten, welche der Ersatzzellen-Theorie ungünstig waren. Die Randzellen oder Randzellencomplexe (so nannte R. Heidenhain die Giannuzzi'schen Halbmonde, und ich möchte auch diesen Namen hier beibehalten —) konnten keine Keimlager für Neubildung an Stelle zerstörter Schleimzellen sein, denn es waren keine Mitosen in ihnen zu finden. Ich habe deshalb den von R. Heidenhain (9) geforderten Nachweis einer andersartigen Funktion der fraglichen Gebilde versucht, indem ich gestützt auf Untersuchung zu lebhafter Secretion gereizter und ungereizter Drüsen die Randzellen für secretleere, durch secretgefüllte[2]) Zellen vom Lumen abge-

1) Von einer ausführlicheren Literaturangabe kann ich hier um so eher absehen, als dieselbe in später zu citirenden Arbeiten, z. B. in denen von Seidenmann, Laserstein und anderen enthalten ist.

2) Es ist zu bedauern, dass diese von Schieferdecker (19) gewählten Namen die Bezeichnungen „thätig“ (für secretleer) und „unthätig“ oder „ruhend“ (für secretgefüllt) nicht völlig verdrängt haben. Ich habe schon früher einmal (21, pag. 427, Anm.) auf das Unzutreffende dieser Namen aufmerksam gemacht. Wie unlogisch sie sind, geht aus

drängte Drüsenzellen erklärte. Bedingungen des Zustandekommens der Randzellen sind zartwandige Elemente und ungleichzeitige Secret-Bildung und -Ausstossung in benachbarten Drüsenzellen (21). Es ist in der That nicht schwer, sich von der Richtigkeit dieser Annahme zu überzeugen, sofern man nur zwei Punkte nicht ausser Acht lässt. Erstens darf man sich nicht auf die Untersuchung ungereizter Drüsen beschränken, denn einzelne Stadien, z. B. die Entleerung der Schleimzelle und ihre Umwandlung zur Randzelle, laufen sehr rasch ab — ich werde weiter unten (pag. 453) diesen Punkt noch etwas eingehender erörtern — und zweitens sind nur feine (10 μ) senkrecht der Länge oder der Quere durch die Tubuli geführte Schnitte brauchbar, welche die Randzelle oder den Randzellencomplex in seiner Mitte getroffen haben[1]). Meine Ausführungen fanden eine Unterstützung durch Seidenmann (30), der gleichfalls die Randzellen für momentan ausser secretorische Thätigkeit gesetzte Drüsenzellen erklärte[2]).

So verschieden R. Heidenhain's und meine Erklärungsversuche waren, in einem Punkte stimmten wir überein, darin nämlich, dass Randzellen und Schleimzellen specifisch nicht differente Gebilde sind, dass die Verschiedenheit nichts anderes als ein Produkt physiologischer Bedingungen ist.

Die Golgi'sche Methode, der wir für die Drüsen vor Allem die definitive Feststellung der früher so vielfach angezweifelten Secretcapillaren verdanken, hat nun zu einer neuen[3]) Deutung der Randzellen geführt.

---

der neueren Arbeit R. Krause's (11) hervor, der die mucinentleerende Zelle thätig nennt, während er diesen Namen der mucinbildenden Zelle vorenthält (pag. 105).

1) Welche Fülle von Trugbildern aus solchen Schrägschnitten resultirt, darauf habe ich in meiner oben citirten (21) Arbeit hingewiesen (vergl. auch Text zu Fig. 2 u. 3, pag. 428).

2) Seidenmann beschreibt (p. 603) unter dem Namen Randzellen auch Bildungen, die genetisch mit den Heidenhain'schen Randzellen nichts zu thun haben. Es sind das die peripherischen, protoplasmatischen Abschnitte noch nicht völlig schleimgefüllter Drüsenzellen, die ich als „Pflüger'sche Halbmonde" ausdrücklich von den Randzellen geschieden habe (21, pag. 441).

3) Neu ist eigentlich diese Deutung nicht, denn schon v. Ebner (4) hat die Vermuthung geäussert, dass man es „mit zweierlei dauernden Secretionszellen zu thun habe, die man an der gereizten Drüse wegen äusserlicher Uebereinstimmung nicht mehr von einander unter-

G. Retzius (18), Laserstein (13) und Erik Müller (16) sind der übereinstimmenden Meinung, dass die Randzellen echte Secretionszellen (d. h. in Secretion begriffene Elemente) seien, welche, nach ihrer stark granulirten Beschaffenheit zu schliessen, den Zellen der serösen Speicheldrüsen nahe stehen. Schleimzellen und die Zellen der Halbmonde (die Randzellen) sind also verschiedene Zellarten, als Bildungen sui generis zu betrachten, sie sind sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht Elemente eigner Art. Vielleicht liefern die Halbmonde das im Secret befindliche Wasser und die salzigen Bestandtheile desselben. So lautet die neue Deutung. Es ist klar, dass durch diese Auffassung nicht nur die Heidenhain'sche Ersatzzellentheorie in den Hintergrund gedrängt wird, sondern auch meine Darstellung gefährdet erscheint.

Doch scheint mir die Sache ungünstiger für Heidenhain, als für mich zu liegen. Auch ich betrachte mit Retzius die Randzellen (Halbmonde) als echte Secretionszellen, soweit stimmen wir überein; dagegen differiren wir in der Auffassung der Natur der Zellen, welche von der gegnerischen Seite für seröse, von mir für secretleere Schleimzellen erklärt werden. Wie weit zwingende Gründe vorliegen, die granulirten Randzellen gerade für seröse Drüsenelemente zu erklären, soll weiter unten erörtert werden.

So viel ist sicher — und hierin stimme ich dem Referenten in Merkel-Bonnets Ergebnissen (2) vollkommen bei —: die Frage muss aufs Neue in Angriff genommen werden, und es ist die nächste Aufgabe, die Resultate der Golgi'schen Methode mit denen der tinktoriellen Methoden in Einklang zu bringen. Diese Aufgabe dürfte eigentlich den Vertretern der wieder neu erstandenen Theorie von der specifischen Verschiedenheit der beiden Zellenarten zuzuweisen sein; ihre erste Pflicht wäre es, sich mit dem Widerspruch abzufinden, der darin liegt, dass bei anhaltend gereizten Drüsen jede morphologische Differenz zwi-

---

scheiden kann". v. Ebner verweist dabei auf die Belegzellen der Magendrüsen. Garel (5) stellt die Randzellen in vollständigste Parallele mit den Belegzellen. Heidenhain (9) hat gegen diese Anschauung schon Stellung genommen, ebenso wie gegen die Deutung der Randzellen als specifische Organe für Wasserabsonderung, die schon vor Laserstein versucht worden ist.

schen Randzellen und Schleimzellen schwindet. Dieser für die neue Theorie sehr ungünstigen, aber unleugbaren Thatsache sind sie alle aus dem Wege gegangen, mit Ausnahme Laserstein's, dem (pag. 431) es immer den Eindruck gemacht hat, „als ob auch die Randzellencomplexe der Submaxillardrüse durch die andauernde Thätigkeit verkleinert würden". Laserstein geräth damit in einen höchst bedenklichen Conflikt sowohl mit sich selbst (pag. 429), da er nach Pilocarpinvergiftung vergrösserte Randzellencomplexe gefunden hat, als auch mit Heidenhain's und Lavdowsky's (14) sehr sorgfältigen Untersuchungen, aus denen klar hervorgeht, dass die Randzellencomplexe in den ersten Stadien der „Thätigkeit" schon an Grösse zunehmen und dass später der Gegensatz zwischen Randzellen und centralen Zellen schwindet. Sollte vielleicht die neue Theorie, welche die Randzellen als secernirende[1]) Elemente erklären will, daran Schuld tragen? Freilich dann müssten sich die Randzellen durch andauernde Thätigkeit der Drüse wohl verkleinern! Aber mit dem „Eindruck" wird eine durch gute, wiederholt bestätigte Beobachtungen festgelegte Thatsache nicht beseitigt.

Der „schlimme Gegner" (2 pag. 246) verwickelt sich also gleich in ganz unangenehme Widersprüche und zwar Thatsachen, nicht Auffassungen gegenüber und so könnten wir, die Verfechter der älteren Theorien, den Neuerern eine strengere Beweisführung und die Aufgabe, die alten tinktoriellen Resultate mit dem Neuen in Einklang zu bringen, zuschieben. Wenn ich das für meine Person nicht thue, so geschieht das, weil ich gerade in den Resultaten der Golgi'schen Methode eine willkommene Stütze meiner Auffassung von der Natur der Randzellen erblicke.

Zuerst möge die Frage „was schwärzt sich?" erledigt werden. Die Antwortet lautet: der fertige, ausgestossene Schleim, denn wir finden die geschwärzten Massen in dem System der Ausführungswege und in den Lumina der Endröhrchen. Nicht geschwärzt werden dagegen die Vorstufen des Schleimes und das intracellulare Secret, die sich mit vielen andern Mitteln, z. B.

1) Um Missverständnisse zu vermeiden, betone ich nochmals, dass ich die Randzellen wohl als Secretionszellen, aber als solche, die secernirt haben und nicht als secernirende betrachte.

mit Delafield's Hämatoxylin, so leicht hervorheben lassen; alle Schleimzellen erscheinen an Golgi-Präparaten[1]) hell.

Ich stelle mir nun den ganzen Secretionsprocess bei den Schleimspeicheldrüsen so vor:

Die mit den Vorstufen des Secretes und dem fertigen Secret prall gefüllten Schleimzellen sind dicht an einander gepresst, so dass zwischen ihnen keine Secretcapillare Platz hat. Eine Entleerung der Schleimzellen scheint unter diesen Umständen einzig allein centralwärts, nach dem Lumen der Endröhrchen möglich. Dahin giebt die Zelle ihr Secret ab und wird in diesem Moment unfähig, dem von ihren prall gespannten Nachbarn ausgeübten Seitendruck Widerstand zu leisten: sie wird von ihren Nachbarn comprimirt und zwar da am meisten, wo sie am leersten ist, das ist an der dem Lumen der Endröhrchen zugekehrten Seite. Von hieraus erfolgt die Abdrängung der secretleeren Zelle vom Drüsenlumen. Das lässt sich an jedem gelungenen Schnitte zeigen, wie z. B. an der nicht schematisirten Figur 1, welche der Glandula sublingualis eines Kaninchens entstammt[2]).

Die Zellen *a* zeigen auf der einen Seite gegen die Zellen *b* eine geradlinige (rechts eine fast geradlinige) Begrenzung, hier hält sich der Druck, den die gefüllten Zellen aufeinander ausüben, die Waage, auf der andern Seite ist die Begrenzung eine stark convexe; die Zellen *a* haben sich auf Kosten der secretleeren Zelle *c* ausgedehnt und sie vom Lumen abgedrängt: die Zelle *c* wird dadurch zur Randzelle[3]). Stellen wir uns nun vor, wie sich dieser Zustand an einem Golgi-Präparat ausnehmen würde. Die Zellen *a* berühren sich zum Theil mit ihren Seitenwänden, doch wird der hier befindliche Intercellularraum nicht in dem Grade eingeengt, wie die anderen Intercellularräume, denn die

1) Das ist's, was mich bestimmt, eine Schwärzung nur des extracellularen Secretes anzunehmen.

2) Ich wähle gerade die Unterzungendrüse des Kaninchens, weil mir einmal in privater Discussion gesagt worden ist, dort würde meine Auffassung Schiffbruch leiden.

3) Ich habe der Einfachheit halber die Umbildung einer secretleeren Zelle zur Randzelle als Paradigma gewählt. Für die Bildung eines Randzellencomplexes möge die der Unterzungendrüse eines Hundes entnommene Fig. 3 dienen, auf der sehr schön die geradlinige Grenze zwischen den beiden gefüllten Schleimzellen zu sehen ist; die drei anderen secretleeren Zellen bilden einen „Randzellencomplex".

Randzelle *c* liegt ja noch zum Theil dazwischen. Hier hat entleertes Secret Platz, und Platz hat es wohl auch noch in Resten auf der Oberfläche und in Vertiefungen der secretleeren Zelle. Wir werden also bei geschwärztem Sekret einen gegen die centrale Spitze der Randzelle gerichteten Streifen, der peripheriewärts in unregelmässige Zweige ausläuft, d. i. die Secretcapillare mit ihren Verästelungen erwarten dürfen, und so ist es auch an jedem guten Golgi-Präparat bei passender Schnittrichtung zu sehen. Ich verzichte auf eine eigene diesbezügliche Abbildung und ziehe es vor, eine Copie aus Retzius (ein Stück der Fig. 4 der Tafel XXII des Retzius'schen Werkes) zum Vergleich gegenüber zu stellen (Fig. 2).

Mit dieser Darlegung ist jedoch die ganze Angelegenheit noch nicht entschieden; es ist noch die Frage zu erledigen, wie es kommt, dass in den Randzellen besitzenden Schleimdrüsen die Schleimzellen keine Secretcapilaren haben, während doch sonst in den randzellenfreien Schleimdrüsen Secretcapillaren vorkommen. Ich habe schon oben diesen Punkt berührt und stimme dabei ganz mit Laserstein überein, der sich fragt, „ob nicht vielleicht auch die Schleimzellen Capillaren besitzen, die nur deshalb an der ruhenden Drüse nicht zum Vorschein gelangen, weil die durch das Mucigen anschwellenden Zellen die zwischen ihnen möglicherweise vorhandenen Wege verschliessen. Diese Frage war zu entscheiden durch Beobachtungen an stark absondernden Drüsen, bei denen die Schleimzellen durch Entleerung ihres Inhaltes sich verkleinern und deshalb vorhandene Intercellularwege nicht mehr versperren würden" (pag. 428, 429).

Laserstein stellte zur Entscheidung Versuche an, die indessen keine wesentlich anderen Bilder als an der ruhenden Drüse ergaben. Ich bin in dieser Beziehung glücklicher gewesen, indem ich an der zu starker Secretion angeregten Submaxillardrüse einer erwachsenen Katze die postulirten Secretcapillaren zwischen den Schleimzellen fand. Ich hatte der Katze 1 ccm einer 0,1 %igen Lösung von Pilocarpin unter die Haut des Rückens injicirt, worauf alsbald Durchfall und starker Speichelfluss eintrat; eine Stunde nach der Injektion wurde das Thier getödtet, die Submaxillaris theils in Osmiumbichromat für Golgi's schnelle Methode, theils in Zenker'scher Flüssigkeit zur Her-

stellung gewöhnlicher gefärbter Schnitte fixirt. Die ersten Schnitte der Golgi-Präparate ergaben neben den bekannten Bildern an den Randzellen Secretcapillaren zwischen den Schleimzellen; sie waren meist feiner wie diejenigen der Randzellen und reichten bis nahe an die Membrana propria, wo sie frei, unverästelt endeten (Fig. 4).

Es liegt hier ein Stadium vor, in dem die Schleimzellen einen Theil ihres Secretes abgegeben haben — Form und Stellung ihrer Kerne sprechen dafür, denn statt der bei prall gefüllten Zellen quer gestellten Kerne erblicken wir rundliche bis längsovale Kerne — der Seitendruck hat nachgelassen, das Secret ergiesst sich nicht nur in das Lumen der Endröhrchen, sondern auch in die peri-(inter-)cellularen Räume: jetzt sind Secretcapillaren da.

Nicht alle Drüsenröhrchen zeigen indessen das gleiche Verhalten; in einzelnen ist die Secretabgabe eine reichlichere gewesen, da präsentiren sich Bilder, die willkommene Ergänzungen der mit anderen Methoden erzielten Bilder darstellen. Fig. 5 zeigt viele Uebereinstimmung mit dem Durchschnitt eines Tubulus aus der stark gereizten Submaxillardrüse eines Hundes, den ich in der Fig. 4 meiner oben citirten Arbeit (21) abgebildet habe. Ich habe zu leichterem Vergleich diese Figur copirt (Fig. 6) und die correspondirenden Zellen mit gleichen Buchstaben bezeichnet. In Fig. 6 ist Zelle a_1 ein durch ihre Nachbarn comprimirtes, secretleeres Gebilde, das sich zur Randzelle umgestaltet, sobald ihre Nachbarn b und b_2 einen stärkeren Füllungsgrad erreicht haben. In Fig. 5 liegt der gleiche Zustand vor: mehrere schwarze Linien deuten die Secretwege an, die sich von der Zelle gegen das Drüsenlumen erstrecken. Dieses Stadium ist eines der zur Stütze meiner Auffassung wichtigsten und instruktivsten, denn es ist eine der Uebergangsformen zwischen gefüllten Schleimzellen, die das Drüsenlumen begrenzen, und den leeren Elementen, die an die Wand gedrängt sind, den Randzellen. Es ist aber auch dasjenige, das so rasch abläuft, dass es in der ungereizten, unter alltäglichen Umständen funktionirenden Drüse gewöhnlich gar nicht fixirt wird. Damit verlange ich vom guten Glauben des Lesers durchaus nicht zu viel. Man überlege sich nur, wie normaler Weise der Process der Secretausstossung verläuft: in demselben Augenblick, in welchem die

Zelle *a* ihr Secret in das Drüsenlumen abgiebt und schmäler wird, in dem gleichen Moment wird der dadurch frei gewordene Raum eingenommen von den sich blähenden Nachbarzellen *b*, die, wie zwei Finger eine Traubenbeere, die Zelle *a* ausquetschen. Denn die Nachbarzellen, die mit dem quellenden Secret prall gefüllt sind, haben die Tendenz sich weiter auszudehnen, sie werden daran nur dann verhindert, wenn ihre Nachbarn, mit der gleichen Tendenz begabt, Widerstand leisten, sie dehnen sich aber aus, sobald ihre Nachbarn diese Tendenz nicht mehr haben. Dieser in kürzester Zeit, höchstens in Secunden ablaufende Process kann aber verlangsamt werden durch Reizung der Drüsen. Gruppen von Schleimzellen haben dabei in nahe an einander liegenden Zeiten ihr Secret abgegeben; zwischen diesen liegende einzelne Zellen, die kurz nachher ihr Secret ausstossen, werden dann nicht mehr in dem Grade von ihren Nachbarn comprimirt werden, denn das Ausdehnungsbestreben dieser Nachbarn ist durch die kurz vorher erfolgte Ausstossung ihres Sekretes sehr vermindert, wenn nicht ganz aufgehoben. So ist die Ausstossung des Schleimes jener einzelnen Zellen eine bedeutend verlangsamte. Während in der nicht künstlich gereizten, secernirenden Drüse der Schleim in das Lumen der Endröhrchen förmlich geschleudert wird, findet nach erfolgter künstlicher Reizung und damit erzielter Aufhebung des hohen intracellularen Druckes [1]) ein langsames Aussickern des Schleimes statt: die von anderen secernirenden Schleimzellen her bekannten Formveränderungen vollziehen sich jetzt ganz allmählich und so langsam, dass sie durch Fixationsmittel festgehalten werden können, die gewünschten Uebergangsformen zwischen Schleim- und Randzellen kommen dabei zum Vorschein.

So erblicke ich in den mit der Golgi'schen Methode erzielten Resultaten nicht nur einen Gegenbeweis, sondern finde vielmehr, dass dieselben weitere wirksame Stützen meiner bisherigen Auffassung darstellen. Ich bin mit E. Müller (16) einverstanden, wenn er Schleimzellen wie Halbmonde secernirende Elemente nennt; auch hinsichtlich der Differenz des Secretions-

1) Dass lässt sich direkt nachweisen; ich verweise in dieser Beziehung auf Fig. 7, in der die Secretcapillaren nicht als gerade, sondern als geschlängelte Linien zwischen den zum Theil entleerten Schleimzellen verlaufen.

mechanismus kann ich mich dem schwedischen Forscher anschliessen, aber hier mit einer Einschränkung: die Differenz ist lediglich eine durch zeitliche Momente bedingte. Anfangs tritt das Secret direkt in das Hauptlumen der Drüsengänge, zu Ende des Secretionsprocesses schieben sich die letzten Secretreste zwischen den Drüsenzellen in intercellulären Kanälen dem Hauptlumen zu.

Damit ist meine Hauptaufgabe erledigt; ich möchte aber noch einige weitere Bemerkungen hier anfügen. Einmal, dass auch zwischen den Epithelzellen der Speichelröhren Secretcapillaren vorkommen. Zum Beleg dafür verweise ich auf Fig. 8. Im Flächenbild glaubt man Schlussleisten (1, 3) vor sich zu haben, die Seitenansicht zeigt, dass feine bis etwa zur Hälfte der Zellenkörper herabreichende Kanälchen vorliegen. Ich habe diese Capillaren nicht oft zu Gesicht bekommen, in der Regel findet man nur Längsreihen geschwärzter Körnchen zwischen den Epithelzellen gelegen. Damit erhält die von Merkel (15) vertretene Lehre, dass auch das Stäbchenepithel der Speichelröhren secernirt, eine weitere Stütze.

Ferner möchte ich der Frage nach der Lage der Secretcapillaren eine kleine Betrachtung widmen. Die Meinung darüber, ob hier eine peri- oder intracellulare Lagerung bestehe, ist sehr getheilt; Ramon y Cajal (17) lässt bei der Ratte die Halbmonde von den Capillaren durchbohrt werden, auch Retzius (18) findet (die Enden der) Secretcapillaren in den Halbmonden, ebenso wie der mit anderen feineren Methoden arbeitende R. Krause (11). Andere Autoren wie z. B. E. Müller (16) sprechen sich für eine ausschliesslich pericellulare Lage der Capillaren aus. Die Frage ist gewiss nicht leicht zu entscheiden, besonders an den nach der alten Methode dicken Schnitten der Golgi-Präparate. Ich habe die von Kallius (10) angegebene Fixirungsmethode benutzt, um die Herstellung dünner Schnitte zu ermöglichen. Freihandschnitte Golgi'scher Präparate werden nach Kallius fixirt und diese dicken Scheiben dann nach der üblichen Vorbehandlung in Paraffin eingebettet und auf dem Mikrotom in feine, 10 μ dicke Schnitte zerlegt. Figur 9 ist einem solchen Schnitte entnommen; derselbe zeigt jede Schleimzelle umgeben von körnigen Massen, die zweifellos pericellular liegen.

Man kann durch wechselnde Einstellung mit der Mikrometerschraube bald die Zelle selbst, die dann in mattem Weiss glänzt, bald die schwarz gekörnte pericellulare Masse selbst einstellen. Die Zelle *a* ist so getroffen, dass der Schnitt die obere dem Lumen zugekehrte Parthie halbirt, während er unten peripherisch an der Zelle vorbeigehend nicht diese, sondern die an sie angrenzenden pericellularen Massen getroffen hat. Es ist also jede Schleimzelle von einer dünnen in die Intercellularräume ergossenen Schicht von Secret umgeben. Man könnte nun glauben, dass die Secretcapillaren nichts anderes als die optischen Durchschnitte jener Schicht sind, und dieser Glaube wird noch bestärkt durch die Thatsache, dass bei Flächenbildern, in welchen die Zellen entweder die dem Lumen zugekehrte oder die der Membrana propria aufsitzende Seite dem Beschauer zuwenden, die Schleimzellen von einem geschlossenen Ringe umgeben sind (ähnlich wie Fig. 8, Flächenbild). Das ist nun gewiss vielfach der Fall und zwar nicht nur bei den mit Randzellen versehenen, sondern auch bei den randzellenlosen Schleimdrüsen, z. B. bei den Schleimdrüsen der Zungenwurzel des Kaninchens, allein ebenso sicher ist auch, dass in anderen Fällen wirkliche drehrunde Secretcapillaren da sind; dafür sprechen nicht nur Bilder, wie ich sie in Fig. 5 und 7 gegeben habe, wo man mehrere Secretcapillaren neben einander sieht, sondern die bekannten Verhältnisse bei den serösen Drüsen und die Erfahrungen, welche E. Müller und R. Krause verzeichnet haben. Ich bin geneigt, alle diese Bildungen für pericellulare zu halten. Ob es auch wirklich innerhalb der Zellen gelegene, intracellulare Capillaren giebt, das ist sehr schwer zu beweisen, denn selbst die Beobachtungen von Retzius lassen noch eine andere Lesart zu; es könnte sich da auch nur um Capillarenden handeln, die auf dem Beschauer zugekehrten Oberflächen liegen oder vielleicht in Vertiefungen der Zellenoberfläche eingebettet eine intracellulare Lagerung vortäuschen. Der Einwand könnte vielleicht auch Krause entgegen gehalten werden, der freilich mit grosser Bestimmtheit für intracellulare Lage eintritt. Uebrigens scheint mir diese Frage nicht von so grosser Bedeutung. Im einfachsten Falle handelt es sich doch um Secretströmchen, die in den intercellularen Räumen verlaufen oder es bestehen Rinnen, welche in die Oberfläche der Zellen eingegraben sind. Sind diese Rinnen sehr tief, so könnte es

unter Umständen auch geschehen, dass die Zellsubstanz über den Rinnen wieder zusammenfliesst, dann haben wir intracellulare Kanäle vor uns, die nahe unter der Oberfläche liegen, wie es zuweilen bei Belegzellen des Magens zu sein scheint.

Hierher gehört die Erörterung der Frage, ob die Secretcapillaren überhaupt permanente Bildungen sind. (Dass sie einer eignen Wandung entbehren, wird übereinstimmend angegeben.) Diese Frage kann nicht mit einem für alle Fälle gültigen Ja oder Nein beantwortet werden, es bestehen hier vielmehr sicher Varianten, die ebenso von der bald mehr wässerigen, bald mehr zähflüssigen Natur des Secrets wie auch von der Beschaffenheit des Zellprotoplasma abhängig sind. Die mit starren Wandungen versehenen Schleimzellen der randzellenlosen-Schleimdrüsen (vgl. Nr. 21) bieten keine günstigen Bedingungen für Capillaren, die als Rinnen der Zellenoberfläche eingegraben sind; die Randzellen-Schleimdrüsen zeigen bei normaler Secretion meist[1]) nur Capillaren, die gegen die Randzellen verlaufen; nach den obigen Erörterungen müssen wir hier ein ständiges Werden und Vergehen der Secretcapillaren annehmen. Es scheint mir auch nicht, dass absolut zwingende Gründe für die Annahme einer Persistenz der Secretcapillaren seröser Drüsen, der Parotis, des Pankreas u. a. vorhanden sind[2]), einzig allein das regelmässige Bild des Capillarnetzes der Belegzellen, das sowohl bei secretleeren wie secretgefüllten Elementen (vgl. Golgi 7) nachweisbar ist, spricht zu Gunsten einer ständigen Einrichtung, obwohl auch hier die Möglichkeit eines Wechsels zugegeben werden könnte[3]).

---

1) Ich besitze übrigens auch Schnitte durch eine ungereizte Hundesubmaxillaris, an denen Secretcapillaren der Schleimzellen zu sehen sind.

2) Ich kann die Thatsache, dass auch bei Zellen, die „bereits wieder in der Aufnahme und Umbildung von Secretionsmaterial begriffen sind", Secretcapillaren vorkommen, nicht als Beweis für die Persistenz derselben gelten lassen. Erst die secretgefüllten Zellen werden bei ihrer Vergrösserung den letzten Rest des in den Capillaren noch gebliebenen Secretes auspressen.

3) Langendorff und Laserstein plaidiren gerade bei den Belegzellen für eine Vergänglichkeit der Secretcapillaren, die sie allerdings ausschliesslich in die Zelle verlegen. Es scheinen in dieser Beziehung Differenzen zwischen den einzelnen Thierspecies zu bestehen;

Es war bis jetzt eine allgemein beifällig aufgenommene Annahme, dass zwischen den Räumen, in welche das Secret ergossen wird und den Blutcapillaren (resp. den diese umgebenden Lymphräumen) eine Drüsenzelle oder wenigstens ein Stück einer solchen eingeschaltet sei. Diese Annahme führt zu einem schwerlösbaren Conflikt, sobald wir die Persistenz der Secretcapillaren in unser Programm aufnehmen. Es erscheint dann gerade bei den Belegzellen der Magendrüsen, an denen (nach E. Müller) nicht nur intracellulare (Langendorff und Laserstein [12]), sondern auch pericellulare Secretcapillaren vorkommen, schwer verständlich, warum das aus den Blutgefässen stammende Material nicht direkt den Secretcapillaren, statt den Drüsenzellen, zugeführt wird. Sobald wir die Persistenz der Capillaren auch hier aufgeben — und die Beobachtungen E. Müller's wie Langendorff-Laserstein's, dass nicht nur Netze, sondern auch mit freien Enden versehene Röhrchen an den Belegzellen vorkommen, ermuthigen dazu — ist dieser Widerspruch beseitigt.

Fasse ich die Resultate vorstehender Untersuchungen noch einmal zusammen, so ergiebt sich:

1) Die Randzellen und Randzellencomplexe sind nicht Bildungen sui generis, sondern Schleimzellen, die ihres Secretes beraubt, eine besondere Form angenommen haben; das eigenartige Verhalten ihrer Secretcapillaren ist die Folge dieser Formveränderung.

2) Auch die secretbesitzenden Schleimzellen sind von Secretcapillaren umgeben, die indessen meist nur an gereizten Schleimdrüsen nachzuweisen sind.

3) Das Stäbchenepithel der Speichelröhren ist gleichfalls durch den Besitz von Secretcapillaren ausgezeichnet.

4) Die Mehrzahl der Secretcapillaren liegt pericellular.

---

bei Hund, Katze sieht man oft die von den beiden Autoren als Beweismittel für die intracellulare Lagerung betonten Bilder, während beim Kaninchen das Netz eher den Eindruck eines pericellularen macht.

5) Wahrscheinlich sind die meisten Secretcapillaren vergängliche, nur zeitweise existirende Bildungen.

Zürich, den 8. Januar 1896.

Nachschrift.

Soeben im Begriff vorstehende Abhandlung an die Redaktion des Archivs abzusenden, erhalte ich das vierte Heft des 46. Bandes dieses Archives mit einer Arbeit von Küchenmeister[1]), die das gleiche Thema, aber mit andern Resultaten als ich, behandelt. Küchenmeister stellt sich auf Seite Retzius', Müller's und Laserstein's, und so möge für ihn das Gleiche gelten, was ich gegen diese Autoren (pag. 450) gesagt habe. Was die von ihm behauptete Zweischichtigkeit des Drüsenepithels betrifft, die sogar die Regel bilden soll — da fehlt es eben an plastischem Vorstellungsvermögen. Küchenmeister verfällt in die Täuschung, auf welche ich (21, pag. 428 u. 431) ganz besonders aufmerksam gemacht habe und die ich auch durch Figuren (Fig. 3, 5, Linien *wz*, *rs*) noch weiter zu erläutern bestrebt war. Uebrigens ist auf allen seinen Figuren die Einschichtigkeit recht gut zu sehen.

Literatur.

1. Bonnet, Ueber die „Schlussleisten" der Epithelien. Deutsche med. Wochenschr. 1895.
2. v. Brunn, Artikel „Speicheldrüsen" in Merkel-Bonnet's Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. III. 1893.
3. Cohn, Ueber Intercellularlücken und Kittsubstanz. Anatomische Hefte. 1895.
4. v. Ebner, Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. VIII. 1872.
5. Garel, Recherches sur l'anatomie générale comparée et la signification morphologique des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique. Paris 1879.

1) Ueber die Bedeutung der Giannuzzi'schen Halbmonde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, pag. 621.

6. Giannuzzi, Von den Folgen des beschleunigten Blutstromes für die Absonderung des Speichels. Ber. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1865.
7. Golgi, Sulla fina organizzazione delle ghiandole peptiche dei mammiferi. Rendiconti della società Medico-Chirurgica di Pavia. 1893.
8. R. Heidenhain, Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Studien des physiol. Instituts zu Breslau. IV. 1868.
9. Derselbe, Physiologie der Absonderungsvorgänge. Bd. V von Hermann's Handb. der Physiologie. 1880.
10. Kallius, Ein einfaches Verfahren, um Golgi'sche Präparate für die Dauer zu fixiren. Anatom. Hefte Bd. II. Heft 2, p. 269.
11. R. Krause, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. pag. 93. 1895.
12. Langendorff und Laserstein, Die feineren Absonderungswege der Magendrüsen. Archiv f. die ges. Physiologie. Bd. 55. 1894.
13. Laserstein, Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speicheldrüsen und im Pankreas. Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 55. 1894.
14. Lavdowsky, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 13. 1877.
15. Merkel, Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm. Leipzig 1883.
16. Erik Müller, Ueber Secretcapillaren. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 45. 1895.
17. Ramón y Cajal, Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi. Barcelona 1889 (cit. nach 18).
18. Retzius, Ueber die Anfänge der Drüsengänge und die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen des Mundes. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. III. 1892, pag. 59.
19. Schiefferdecker, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 23, p. 392. 1884.
20. Seidenmann, Beitr. zur Mikrophysiologie der Speicheldrüsen. Internation. Monatsschrift Bd. X. 1893.
21. Stöhr, Ueber Schleimdrüsen. In Festschrift zur Feier des 70. Geburtstages Kölliker's. 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1. Tubulus-Durchschnitt aus der Gl. sublingualis eines Kaninchens. c. Randzelle. 570 mal vergrössert. Text pag. 451.

Fig. 2. Schnitt durch die Submaxillardrüse eines Hundes. Copie aus Retzius (18), Tafel XXII, Fig. 6, Text pag. 452. Die Buchstaben sind von mir eingefügt.

Fig. 3. Tubulus-Querschnitt aus der Gl. sublingualis eines Hundes

(24 St. Fasten). 570 mal vergrössert. Randzellencomplex. Text pag. 451, Anmerk. 3.

Fig. 4. Tubulus-Durchschnitt aus der durch Pilocarpininjection gereizten Submaxillardrüse einer Katze. 420 mal vergrössert. Text pag. 453.

Fig. 5. Ebendaher, 420 mal vergrössert.

Fig. 6. Durchschnitt durch einen Tubulus einer stark gereizten Unterkieferdrüse eines Hundes. 560 mal vergrössert. Copie aus Stöhr (21). Tafel XVII, Fig. 4.

Fig. 7. Tubulus-Durchschnitt von dem gleichen Objekt wie Fig. 4. 420 mal vergrössert. Text pag. 454, Anmerk.

Fig. 8. Durchschnitt durch eine Speichelröhre, ebendaher. 1100 mal vergrössert. Zeiss' homog. Immersion. Text pag. 455.

Fig 9. Tubulus-Durchschnitt ebendaher. 1100 mal vergrössert. Der Schnitt ist nur links ein senkrechter, unten und rechts ist er schräg durch die Schleimzellen gegangen und täuscht Secretcapillaren an der Basis der Schleimzellen vor. Text pag. 455.

(Aus dem ersten anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber die sympathischen Ganglienzellen der Nager.

Von

Dr. Hugo Apolant.

Hierzu Tafel XXIII.

Die auffallende Thatsache, dass die Zellen der Grenzstrangganglien ausgewachsener Kaninchen mit so grosser Constanz zwei Kerne zeigen, hat in einigen Fällen Veranlassung gegeben, die Stellung von Zellen zweifelhafter Natur nach diesem Kriterium zu präcisiren. So unterscheidet Vignal[1]) in den Herzganglien des Kaninchens unipolare Zellen mit nur einem Kern und multipolare mit stets zwei Kernen. Die ersteren hält er für cerebro-

1) Vignal, Gazette médic. de Paris. 1880. Nr. 49.

spinal, die letzteren für sympathisch. Leider fehlen Angaben über die Untersuchungsmethode und das Alter der untersuchten Thiere. In noch bestimmterer Weise, ohne die Polarität der Zellen zu berücksichtigen, glaubt Langendorff[1]) als unterstützenden Beweis für die spinale Natur des Gangl. ciliare die Thatsache anführen zu dürfen, dass die Zellen des Ciliarknotens beim Kaninchen stets nur einen Kern enthalten. Ich will mich an dieser Stelle nicht weiter über die Bedeutung und Stellung des Gangl. ciliare verbreiten, weil ich diese viel umstrittene Frage demnächst in einer speciellen Arbeit auf Grund besonderer Methoden zu erörtern beabsichtigte. Nur darauf möchte ich hinweisen, dass die Beweisführung Langendorff's im Widerspruch steht mit den Ergebnissen der Golgi'schen Methode, nach denen, wie die Untersuchungen von Retzius[2]), d'Erchia[3]) und Michel[4]) lehren, die Zellen des Gangl. cil. multipolar sind und vollkommen den Charakter sympathischer Zellen haben.

Es war daher zu untersuchen, ob beim Kaninchen dem Vorhandensein zweier Kerne eine höhere Beweiskraft für die Bestimmung der sympathischen Natur der Ganglienzellen innewohnt als der Multipolarität.

Auf Anregung von Herrn Geheimrath Waldeyer habe ich daher an zahlreichen Kaninchen verschiedenen Alters die Ganglien des Grenzstranges vom Gangl. cervic. suprem. bis zu den Sacralganglien mit Einschluss der grossen Unterleibsganglien (Gangl. coeliac., mesent. inf. u. hypogastr.) sowie des kleinen oberhalb des Arcus Aortae gelegenen Gangl. cardiac., ferner von den Kopfganglien das Gangl. ciliare, sphenopalat., submaxill. und die beiderseits doppelt vorhandenen Ganglia otica untersucht.

Trotzdem die Untersuchungsreihen ziemlich ausgedehnt waren, kann ich mich bei der Mittheilung der Resultate relativ kurz fassen, da es sich weniger um histologische Feinheiten als um die Feststellung leicht eruirbarer thatsächlicher Verhältnisse handelt.

---

1) Langendorff, Ciliarganglion und oculomotorius. Pflüger's Arch. Bd. 56.

2) Retzius, Gangl. cil. Biolog. Untersuch. N. F. VI.

3) d'Erchia, Contrib. dello studio etc. Monit. zool. ital. 31. 8. 1894.

4) Michel, Ueber die feinere Anat. d. Gangl. cil. Verhandl. d. achten internat. ophthalmol. Congr. in Edinburgh. 1894.

Hierzu kommt, dass ein wesentlicher Theil meiner Untersuchungen sich lediglich als Nachprüfung, bezugsweise Bestätigung und Ergänzung der Schwalbe'schen Angaben herausgestellt hat.

Was die Methode betrifft, so halte ich noch immer frisches Zerzupfen in Jodserum für die beste. Weitaus die grösste Anzahl meiner Präparate ist so hergestellt. Bei sehr alten Thieren ist allerdings eine längere Maceration wünschenswerth. Auch hierfür leistet nach meinen Erfahrungen schwaches, natürliches Jodserum, das täglich mit stärkerem nach Ranvier's[1]) Vorschrift jodirt wird, am meisten. Die Präparate leiden auch bei wochenlanger Maceration nicht und können stets bequem mit Carmin gefärbt werden. Salzsäureglycerin nach vorheriger Osmiumfixation (Schwalbe)[2]) ist zwar für die Zellenisolation vorzuziehen, hat indessen den Nachtheil, die Kerne häufig bis zur Unkenntlichkeit zu verwischen.

Wie Schwalbe[3]) gezeigt hat, findet man in den Grenzstrangganglien und im Sympathicusstamm junger Kaninchen sowohl einkernige wie zweikernige Zellen. Mit vorrückendem Alter vermindert sich die Zahl der einkernigen in demselben Maasse wie die der zweikernigen zunimmt, so dass die ersteren als Vorstufe der letzteren anzusehen sind. Ich füge hier ergänzend hinzu, dass sich zweikernige Zellen weit in das embryonale Leben hinein verfolgen lassen. Schon an Embryonen in der dritten Woche sind sie an Schnittserien nachzuweisen. Ferner ist es mir mehrfach geglückt, bei drei Wochen alten Kaninchenembryonen das Gangl. cervic. supr. unter der Lupe zu präpariren und vorsichtig mit feinen Nadeln in Jodserum frisch zu verzupfen. Wenn auch bei dieser Präparation wegen der Zartheit des Objectes die Zellform als solche oft verloren geht, so lassen sich doch schon an zahlreichen Zellen die beiden meist dicht an einanderliegenden Kerne erkennen (Fig. 5a).

Treten so einerseits die zweikernigen Zellen schon in der Mitte des embryonalen Lebens auf, so lassen sich andrerseits die einkernigen bis in das späte Alter der Thiere verfolgen. Wenn

1) Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histol. S. 72.

2) Schwalbe, Ueber die Caliberverhältnisse der Nervenfasern. Leipzig 1882. S. 12.

3) Schwalbe, Ueber den Bau der Spinalganglien etc. Arch f. mikrosk. Anat. Bd. IV.

ich Schwalbe recht verstehe, zählt er alle einkernigen Zellen, die sich bei alten, ausgewachsenen Thieren finden, zu den von ihm zuerst beschriebenen bipolaren Zellen, die sich auch durch eine grössere Zartheit des Zellleibes vor den übrigen auszeichnen, während alle multipolaren Zellen in diesem Stadium zwei Kerne enthalten. In dieser Allgemeinheit kann ich den Schwalbe'schen Angaben nicht zustimmen. Unter der grossen Anzahl von Ganglien, die ich in mehrmonatlichem Studium untersuchte, fand ich auch bei ganz alten Thieren, obschon selten, einkernige, evident multipolare Zellen, die sich in nichts von den analogen Bildungen junger Thiere unterscheiden. Fig. 3 zeigt eine solche Zelle aus einem Gangl. lumbale eines zweijährigen, auffallend grossen Kaninchenbockes. Für das Gangl. coeliac. hat schon Bidder[1]) das Vorkommen einkerniger Zellen auch bei ganz alten Thieren constatirt. Seiner Schlussfolgerung indessen, dass aus dem relativ häufigen Vorkommen einkerniger Zellen zwischen diesen und den zweikernigen nicht sowohl Alters- als functionelle Unterschiede sich ergeben, kann ich nicht zustimmen, da nach meiner Erfahrung einkernige Zellen bei alten Thieren selten sind und häufig durch lädirte zweikernige Zellen vorgetäuscht werden. Es sei hier übrigens auch erwähnt, dass ich die Multipolarität dieser einkernigen Zellen, die von Schwalbe als wahrscheinlich hingestellt wurde, auch bei jungen Thieren mehrfach nachweisen konnte, (s. Fig. 2).

Eine zweite Frage, über die ich mich allerdings nicht in gleicher Weise positiv aussprechen kann, ist die, ob alle einkernigen bipolaren Zellen auch bei alten Thieren einkernig bleiben, wie es Schwalbe anzunehmen scheint, oder ob derselbe Process, wie bei den multipolaren Zellen, auch hier stattfinden kann. Was mich veranlasst, diese Frage vorläufig noch für unentschieden zu halten, ist folgendes. Ich habe diese bipolaren Zellen im Sympathicusstamm junger Thiere nicht gar so selten gefunden, häufiger jedenfalls, als ich nach den Angaben Schwalbe's erwartet hatte. Ausdrücklich betone ich, dass ich diese Zellen nur dann als solche diagnosticirte, wenn die Bipolarität so deutlich wie in der Abbildung Fig. 1 ausgesprochen war. Bei alten Thieren trifft man nun nach meinen Erfahrungen diese Zellen

1) Bidder, Die Nervi splanchnic. Arch. f. Anat. u. Phys. 1869.

entschieden seltener. Es bleibt allerdings die Möglichkeit bestehen, dass dieser seltenere Fund bei alten Thieren auf einer durch die grössere Zähigkeit des Bindegewebes bedingten schwierigeren Isolirbarkeit der Zellen beruht. Andrerseits gelingt es hier öfter als bei jungen Thieren zweikernige Zellen zu isoliren, deren Bipolorität zuweilen höchst frappant ist. Freilich ist zu berücksichtigen, dass man in dieser Beziehung ausserordentlich leicht Täuschungen ausgesetzt sein kann, zumal die Zellen des Sympathicusstammes in situ schon häufig eine langgestreckte bipolare Form haben. Ist doch Guye[1]) offenbar durch derartige Formen zu dem weitgehenden Schluss verleitet worden, alle sympathischen Zellen des Kaninchens für bipolar zu halten und die Bedeutung der beiden Kerne im Sinne Arnolds und Beales darin zu sehen, dass sie die Endigungen der Nervenfortsätze darstellen. Bei dem heutigen Stande der Technik dürfte die obige Frage nur mit einer Methode zu lösen sein, die Kerne und Fortsätze in gleich guter Weise zur Anschauung bringt. Das leistet bis jetzt allein die vitale Methylenblaufärbung. Leider sind meine zahlreichen diesbezüglichen Versuche nur in so unvollkommener Weise geglückt, dass ich sie zur Entscheidung der Frage nicht heranziehen kann.

Dieselben Verhältnisse wie in den Grenzstranggangliен walten in den oben erwähnten grossen Unterleibsganglien und in dem kleinen Gangl. cardiac., so dass ich auf diese nicht genauer einzugehen brauche. Erwähnen möchte ich hier nur eines gelegentlichen, äusserst seltenen Befundes von 3 Kernen, wie ihn Fig. 4 aus dem Gangl. coeliacum des Kaninchens darstellt.

Aus den bisher erwähnten Thatsachen geht hervor, dass das Gesetz der Zweikernigkeit der sympathischen Zellen auch bei alten Kaninchen nicht ausnahmslos besteht, und dass wir daher eine isolirte Zelle aus der Anzahl der Kerne allein nicht mit absoluter Sicherheit zu diagnosticiren vermögen. Hierzu kommt, dass, wie schon Key und Retzius[2]) und Andere beobachteten, sich gelegentlich auch in den Spinalganglien der Kaninchen Zellen mit zwei Kernen finden. Immerhin könnte man versucht

1) Guye, Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1866. Nr. 56.

2) Key und Retzius, Studien in der Anat. d. Nervensyst. der zweiten Hälfte. Stockholm 1876.

sein, aus den bisherigen Daten den Schluss zu ziehen, dass bei alten Kaninchen in den sympathischen Ganglien die zweikernigen, in den spinalen die einkernigen Zellen so überwiegen, dass hieraus die Natur des Ganglion eruirbar ist. Dieser Schluss ist indessen falsch, wie die Untersuchung der Kopfganglien lehrt. Ueber die Natur des Gangl. ciliar. herrscht allerdings noch keine völlige Einigkeit, dagegen wird, so weit mir bekannt, die sympathische Natur des Gangl. sphenopalat., otic. und submaxillare von keiner Seite angezweifelt. Alle genannten Ganglien zeigen nun aber stets, auch bei ganz alten Thieren, nur **einkernige** Zellen. Zellen mit 2 Kernen sind hier ebenso selten wie in den Spinalganglien. Nur ein einziges Mal sah ich im Gangl. oticum eine zweikernige Zelle [1]). Damit fällt jede Berechtigung, die Natur des Ciliarganglions aus der Anzahl der Zellkerne zu bestimmen.

Die diagnostische Bedeutung der beiden Kerne verliert aber noch mehr an Boden damit, dass sich unter den untersuchten Nagern nur noch beim Meerschweinchen, wo es schon Schwalbe constatirt hat, und beim Hasen die gleichen Verhältnisse wie beim Kaninchen finden, während Ratte, Maus und Eichhörnchen fast ausschliesslich im ganzen sympathischen System einkernige Zellen aufweisen. Ich bemerke ausdrücklich, dass von den zuletzt genannten überwiegend alte Thiere untersucht wurden, beim Eichhörnchen sogar so alte Exemplare, dass die Isolirung der Zellen erhebliche Schwierigkeiten bot. Es ist geradezu eine Ausnahme, wenn man, was allerdings vorkommt, hier zweikernige Zellen findet. Ein derartiges gelegentliches Vorkommen zweikerniger Zellen ist aber auch bei andern Thieren, wie bei der Katze (Bidder [2]), beim Frosch (Courvoisier) [3]), beim Hund, Menschen etc. (Mayer) [4]) mehrfach constatirt worden.

Ist somit die Zweikernigkeit sympathischer Zellen weder für die Nagethiere im Allgemeinen noch für das ausgewachsene

1) Uebrigens finde ich schon bei Retzius, Arch. f. Anat. u. Phys. 1880 eine Abbildung zweier Zellen aus dem Gangl. otic. des Kaninchens mit nur je einem Kern.

2) l. c.

3) Courvoisier, Schultze's Arch. Bd. 2.

4) Mayer in Stricker's Handb. der Gewebelehre.

Kaninchen im Besonderen ein absolut giltiges Gesetz und daher für die Diagnose von Ganglien zweifelhafter Natur nicht zu verwerthen, so bleibt doch das innerhalb der oben gezeichneten Grenzen constante Vorkommen zweikerniger Zellen eine so auffallende Erscheinung, dass sich die Frage nach dem Zustandekommen beziehungsweise der Bedeutung der beiden Kerne aufdrängt.

Diese Frage ist bisher nur selten aufgeworfen und unvollkommen beantwortet worden. Guye's oben erwähnte Ansicht, dass die Kerne die Endigungen zweier Nervenfortsätze darstellen, ist bereits von Schwalbe als mit den Thatsachen im Widerspruch stehend zurückgewiesen worden. Bidder[1]) hat vergeblich nach Momenten gesucht, die die sonderbare Erscheinung erklären könnten. Nur Schwalbe kommt der Lösung näher, indem er die Unmöglichkeit nachweist, dass es sich bei dem Zustandekommen der zwei Kerne um eine unvollkommene Zelltheilung handelt; vielmehr entstehen die beiden Kerne nach diesem Autor entweder durch Theilung des ursprünglich einfachen Kerns oder durch Verschmelzen zweier Zellen mit Beibehaltung der Kerne. Welcher dieser Vorgänge zu Recht besteht, lässt er indessen offen. Fassen wir zunächst die letztere Möglichkeit ins Auge, so müssen wir bekennen, dass eine Verschmelzung zweier Ganglienzellen im ausgebildeten Zustand unseren modernen Anschauungen erhebliche Schwierigkeiten bietet. Die Mehrzahl der Autoren steht heute auf dem Standpunkt der Contactwirkung unter Leugnung der Ganglienzellanastomosen. Da nun die Bildung zweikerniger Zellen keineswegs nur an das embryonale Leben gebunden ist, sondern sicher auch zu einer Zeit stattfindet, in der die Zelle und das Neuron anatomisch und physiologisch als fertig anzusehen ist, ja vermuthlich bis in das höchste Alter der Thiere fortdauert, so müssten wir uns vorstellen, dass der ursprüngliche Contact in eine solide Anastomose mit folgender Verschmelzung der Zellkörper überginge. Diese Vorstellung hat aber sowohl anatomisch wie physiologisch ihre grossen Bedenken. Ich will allerdings nicht verschweigen, dass ich einmal, aber auch nur in einem einzigen Präparate vom Gangl. cervic. suprem. eines viermonatlichen Hasen auf zwei Zellen gestossen bin (siehe

1) l. c.

Fig. 7a und 8, die in der Mitte eine so eigenthümliche Einschnürung zeigten, dass man sie entweder als in Theilung oder als in einem Stadium der Verschmelzung begriffen ansehen möchte. Ich kann indessen auf diesen Befund, der ein gänzlich vereinzelter geblieben ist, kein Gewicht legen. Ebenso wenig beweisend sind die sogenannten Zellbrücken, von denen Mayer[1]) eine Abbildung giebt. Mir ist es niemals geglückt, etwas derartiges zu sehen, so dass ich kein eignes Urtheil über die Häufigkeit dieser Bildungen habe. Würden sie aber thatsächlich den Beginn einer Verschmelzung zweier Zellen darstellen, so müsste man bei der Bearbeitung eines so umfangreichen Materials, wie des zu dieser Arbeit verwandten, doch viel häufiger, als es der Fall war, auf vorgeschrittene Stadien der Verschmelzung stossen, die als solche, wenn auch nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu deuten wären.

Einen anderen, sehr viel bedeutungsvolleren Befund, der weit eher zu Gunsten einer Zellenverschmelzung gedeutet werden könnte, erwähnt Mayer, nämlich eine Zelle aus dem Gangl. coeliacum des Kaninchens, die ausser mehreren verästigten Protoplasmafortsätzen zwei Axencylinderfortsätze zeigte, die sich unweit von der Zelle mit Mark belegten. Es ist sehr bedauerlich, dass Mayer keine Abbildung dieses gewiss seltenen Befundes gegeben hat und ferner nicht erwähnt, ob die betreffende Zelle zwei Kerne gehabt hat. Im Gegensatz zu diesen ganz vereinzelt dastehenden Beobachtungen bin ich in der Lage, Thatsachen anzuführen, die ein allgemeinere Giltigkeit haben und uns zu einer anderen Auffassung der zweikernigen Zelle zwingen. Es zeigt sich nämlich, dass bei Kaninchen, Meerschweinchen und Hasen, deren Grenzstranggangliенzellen eine ausgesprochene Tendenz zur Bildung zweier Kerne zeigen, in der Grösse dieser zweikernigen Zellen ausserordentliche Verschiedenheiten bestehen, die mir bei jungen Thieren stärker ausgeprägt erscheinen als bei alten. Einen in dieser Beziehung extremen, obwohl durchaus nicht vereinzelten Fall illustrirt Fig. 7. Die beiden Zellen lagen im Präparat genau so nahe an einander wie es die Figur wiedergibt. Die grössere Zelle hat den stattlichen Längsdurchmesser von 126 μ, während der entsprechende Durchmesser der kleinen Zelle nur 25 μ be-

1) l. c.

trägt. Die Durchmesser der Zellkerne betragen 16 bezw. 6 μ. Würden die zweikernigen Zellen aus der Verschmelzung zweier einkerniger entstehen, so wäre es eine nothwendige Forderung, dass man in früheren Entwicklungsstadien einkernige Zellen fände, die höchstens halb so gross sind als die kleinsten zweikernigen. Zellen von so kleinen Dimensionen habe ich aber bei intaktem Zellleib nie gesehen. Ferner möchte ich auf eine Thatsache hinweisen, die ich öfter beobachtete, ohne indessen hieraus den Schluss auf ein allgemein giltiges Gesetz ziehen zu können. In jugendlichen einkernigen Zellen ist nämlich der Kern häufig so gross, dass er nur von einer relativ schmalen Protoplasmazone umgeben ist. Dies Missverhältniss giebt nicht selten, besonders beim Zerzupfen embryonaler Ganglien, zur Isolirung von Kernen Veranlassung, denen nur Spuren von Protoplasma anhaften. Bei sehr kleinen zweikernigen Zellen ist die Gesammtmasse der Kerne allerdings auch sehr gross im Verhältniss zum Zellleib, mit dem Wachsthum des letzeren scheint aber der Kern nicht gleichen Schritt zu halten, so dass man zuweilen zweikernige Zellen von den doppelten Dimensionen einkerniger findet, während dieser eine Kern selbst grösser ist als jeder der beiden Kerne ersterer Zellen.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die beiden Kerne durch Theilung des ursprünglich einfachen entstehen, ein Vorgang, den ich auch in der That öfter beobachten konnte. Da der Process an dem einzelnen Kern vermuthlich schnell abläuft, in seiner Gesammtheit aber, wie ich glaube, sich über das ganze Leben des Thiers erstreckt, zudem nach ungefährer Schätzung etwa die Hälfte der zweikernigen Zellen schon während des embryonalen Lebens in ebenso viel Wochen wie später in Jahren gebildet wird, so ist es klar, dass die Untersuchung postembryonaler Stadien nur geringe Aussicht auf Erfolg hat. Ich habe mich daher auch wesentlich an embryonale Stadien gehalten und an Serien des Bruststranges drei Wochen alter Kaninchenembryonen zahlreiche Bilder gesehen, die ich nur als Ausdruck direkter Kerntheilung deuten kann. Statt vieler gebe ich in Fig. 5 b, c, d drei besonders deutliche Abbildungen. Allerdings ist bei diesen Untersuchungen vor der voreiligen Diagnose einer Kerntheilung zu warnen. Denn auch abgesehen davon, dass nicht jede Unregelmässigkeit in der Form des Kerns

oder selbst Einschnürung ein sicheres Zeichen für direkte Theilung ist, wird man häufig durch theilweise sich deckende Kerne im ersten Augenblick versucht, eine Kerntheilung anzunehmen, die thatsächlich nicht vorhanden ist. Aber selbst unter Ausschluss aller zweifelhaften Fälle habe ich doch so viele evidente Kerntheilungen gesehen, dass ich den Process als zu recht bestehend ansehen muss.

Fragen wir uns nun zum Schluss nach der Bedeutung des Vorganges, so müssen wir mit Schwalbe die Annahme, dass es sich um eine Hemmungsbildung im Sinne einer unvollkommenen Zelltheilung handelt, zurückweisen. Die Thatsache, dass mit vorschreitendem Alter des Thieres die Zahl der zweikernigen Zellen auf Kosten der einkernigen zunimmt, macht es höchst unwahrscheinlich, dass die zweikernigen Zellen Uebergangsstadien darstellen, in denen der Theilungsprocess plötzlich unterbrochen wurde und zu einem von nun an persistirenden Zustand führt. Es wäre sehr merkwürdig, wenn derselbe hemmende Einfluss bei embryonalen, in voller Entwicklung begriffenen Zellen in gleicher Weise sich geltend macht wie bei fertig ausgebildeten Zellen alter Thiere. Zudem sind Theilungen ausgewachsener Ganglienzellen unter normalen Verhältnissen bisher mit Sicherheit nicht beobachtet worden. Es spricht vielmehr alles dafür, dass wir die zweikernigen Zellen als das Ziel einer Entwicklung anzusehen haben, zu dem die einkernigen von vorne herein intendiren. Warum dieses Ziel das eine Mal schon im embryonalen Leben, das andere Mal erst im späteren Alter des Thieres erreicht wird, kann nur vermuthungsweise beantwortet werden.

Ganz unmöglich ist es, die Bildung der zwei Kerne als Ausdruck eines degenerativen Processes anzusehen, wie es für andere mehrkernige Zellen geschehen ist. Es erscheint ungereimt, einen Process für degenerativ zu halten, der zum grossen Theil schon vor der Geburt zu einem stationären Zustand geführt hat, und dessen Intensität mit zunehmendem Lebensalter abnimmt. Auch steht mit der Annahme eines degenerativen Vorganges die Thatsache in Widerspruch, dass gerade die zweikernigen Zellen im Durchschnitt grössere Dimensionen annehmen als die einkernigen. Aus einer sehr grossen Anzahl von Messungen ergiebt sich, dass der Durchmesser der zweikernigen Zellen erwachsener Kaninchen c. 50 μ, der der einkernigen bei Kaninchen

sowohl wie bei den Nagern, deren Zellen einkernig bleiben, nur c. 30 μ beträgt.

Ich glaube daher, dass die Bildung der beiden Kerne in einem innigen Zusammenhange mit den Wachsthumsverhältnissen der Zelle steht, der Art, dass die anfängliche, überwiegende Ausbildung des Kernes zu einer Theilung desselben führt, welche ihrerseits die Veranlassung zu einem stärkeren Wachsthum der Zelle abgiebt. Ich vindicire also dem Process keine funktionelle, sondern lediglich eine biologische Bedeutung für die Zelle.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Fig. 1. Einkernige bipolare Zelle mit mehreren Kapselkernen aus dem Grenzstrang eines vier Monate alten Kaninchens. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 2. Einkernige multipolare Zelle aus dem Gangl. cerv. suprem. eines jungen Kaninchens. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 3. Einkernige multipolare Zelle aus einem Lumbalgangl. eines zwei Jahre alten Kaninchens. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 4. Dreikernige Zelle aus dem Gangl. coel. eines ausgewachsenen Kaninchens. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 5. *a* Zweikernige Zelle aus dem Gangl. cerv. supr. eines dreiwöchentlichen Kaninchenembryos. Hartn. Obj. 7, Oc. 3. *b*, *c*, *d* Kerntheilungen aus einem Dorsalgangl. eines dreiwöchentlichen Kaninchenembryos. Leitz Oel-Imm. $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 6. Zelle aus dem Gangl. cervic. supr. einer alten Maus. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 7. Zwei Zellen aus dem Gangl. cervic. supr. eines viermonatlichen Hasen. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 8. Zelle aus dem Gangl. cerv. supr. eines viermonatlichen Hasen. Hartn. Obj. 7, Oc. 3.

(Physiologisches Institut der Universität Berlin. Abtheilung von Professor Dr. Fritsch.)

Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz.

Von

Dr. **Gaston Auburtin**[1]).

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

An dem regen Stoffwechsel, der fortwährend im menschlichen Körper waltet, wie auch an den Störungen dieses Stoffwechsels nimmt kein anderer Bestandtheil des Körpers einen so lebhaften Antheil, wie seine Behaarung, besonders diejenige der Kopfhaut. Befindet sich dieselbe doch vom Beginn ihrer Anlage bis zum Ende ihres Bestehens in einem stetigen Wechsel, der zu gewissen Zeiten ein allgemeiner wird, z. B. nach der Geburt und im Kindesalter, und macht sich doch als Zeichen beginnender Senescenz, als Folge ausschweifender Lebensweise und schwerer Ernährungsstörungen zuerst ein Ergrauen und Dünnerwerden der Haare, schliesslich der Ausfall derselben bemerkbar. Rechnet man hierzu noch die Verschiedenheit der Haarfarbe, der Haarstärke und des Reichthums an Behaarung, so kann man sich ungefähr ein Bild machen von der Mannigfaltigkeit, die eine Untersuchung verschiedener Haarböden dem mit dem Mikroskop bewaffneten Auge darbieten muss, wie auch schon die Betrachtung eines einzelnen Haarbodens ein buntes Bild entrollt durch die Verschiedenheit der Gruppirung, vor allem aber der Entwicklungsstadien, in denen sich die einzelnen Haare befinden. Da findet man neben normalstarken Haaren schwächere und ganz feine Lanugohärchen, Kolbenhaare in grösserer oder geringerer Menge,

1) Vgl. die Inauguraldissertation des Verfassers, Berlin, Juli 1895. Die nachfolgende Mittheilung ist eine Ergänzung und Erweiterung des in der Dissertation behandelten Gegenstandes, und vervollständigt ein demnächst erscheinendes Werk des Herrn Geh.-Rath G. Fritsch: „Ueber Rassenunterschiede des Haares".

zuweilen nur vereinzelt, verödete und zusammengeschrumpfte Bälge u. s. w.

Und doch ist dieses Durcheinander kein unentwirrbares, und es lässt sich feststellen, dass alle Verschiedenheiten auf ganz bestimmte Einflüsse zurückzuführen sind. Wenn man auch nicht eine Krankheit lediglich aus der Betrachtung einiger Haare diagnostiziren kann, so bietet doch der Haarboden einen ziemlich zuverlässigen Spiegel von dem Allgemeinzustand des Körpers und von etwa vorhandenen schädlichen Einwirkungen auf denselben. Inwieweit diese Ursachen speziell auf die Anzahl der Kolbenhaare einen Einfluss haben, darüber fehlen noch heute genauere Angaben, und deswegen sammelte ich auf Veranlassung des Herrn Geh. Rath G. Fritsch, dem ich auch noch an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank für seine freundliche Unterstützung ausspreche, eine grössere Anzahl von Hautstücken aus der Scheitelgegend des Menschen. Das Material, das ich der Güte des Herrn Dr. Benda verdanke, welchem ich ebenfalls meinen ergebensten Dank wiederhole, wurde meist von Leichen der im Krankenhaus am Urban Verstorbenen möglichst frisch entnommen; hierzu kamen ein unmittelbar nach dem Tode exstirpirtes Stück Haut eines 3jährigen verunglückten Knaben, ein bei einer Operation gewonnenes Stück Barthaut und als besonders werthvolle Beigabe 3 Stücke frisch eingelegter Augenlider, von denen eines ebenfalls einer Operation entstammte. Das Material umfasste mithin 43 Stücke Kopfhaut, 1 Stück Barthaut, 3 Augenlider. Jede Erkrankung des Haarbodens selbst wurde vermieden, dagegen eine grösstmögliche Variation in Bezug auf Alter, Geschlecht und Todesursache angestrebt. Als Fixirungsflüssigkeit waren 4 Mischungen genommen, für frische Stücke dünne Chromessigsäure (0,5 %ig, 3 Tage), 10 %ige Salpetersäure mit nachfolgender Kalibichromatbehandlung und Alkohol absolutus, für die übrigen Müller'sche Lösung (4—5 Tage auch bei Stücken von 3—4 qcm Fläche). Es folgte, wenn nöthig, Nachhärtung in steigendem Alkohol, dann Einbettung in Celloidin. Ein Theil jedes Stückes wurde nun mit Hülfe des Mikrotoms und des Kollodiumaufklebeverfahrens [1]) in Serien von Flachschnitten zerlegt, auf deren

1) Das dabei angewandte und wohl bisher, wenigstens in dieser Modifikation unbekannte Verfahren, lohnt sich seiner Einfachheit und

hohe Bedeutung für Untersuchungen des Haarbodens im Gegensatz zu früheren Arbeiten, die sich fast nur auf Querschnitte stützten, zuerst Herr Geh. Rath Fritsch hingewiesen hat. Der Rest jedes Stückes wurde in gleicher Weise in Serien von Querschnitten zerlegt, möglichst in der Richtung des Haarverlaufs. Färbung mit Böhmers Hämatoxylin (für Müller und Alkohol abs.) oder nach Benda mit vorhergehender Eisenbeizung, Einschluss in Canadabalsam.

Es liess sich an der Hand dieses reichen Materials mit Leichtigkeit feststellen, dass das Verhältniss der Kolbenhaare zu den Papillenhaaren von ganz bestimmten Faktoren beeinflusst wird. Die Bestimmung dieses Verhältnisses geschah in der Weise, dass auf einer gleichen Fläche (ich benutzte ein Deckglas, beklebt mit Papier, aus dem ein Quadrat von bekannter Grösse entfernt war, und dessen Oberfläche behufs genauerer Zählung durch Ritzung mit dem Diamanten in kleinere Quadrate eingetheilt war), sowohl in den obersten Schnitten, also in der Gegend der feineren Haarkolben, als auch in den tieferen Schnitten, und zwar in der unteren Talgdrüsengegend die Zahl der Papillen- und Kolbenhaare aufgeschrieben, und daraus das Verhältniss berechnet wurde.

Unter normalen Verhältnissen findet man nun bei Kindern einen sehr hohen Procentsatz von Kolbenhaaren, bei dem verunglückten Knaben 53 %, weniger bei Erwachsenen, wo die Zahl bei 2 plötzlich Verstorbenen (Apoplexie) 23 und 26 betrug, also im Mittel 24 %.

Anders, wenn dem Tode eine längere, schwere Erkrankung vorangegangen war, wobei von Infektionskrank-

---

Sicherheit wegen zur weiteren Empfehlung: Anordnung der aus 80%igem Spiritus genommenen Schnitte auf dem Objektträger (der Bequemlichkeit halber und um ein Austrocknen zu meiden, bringt man sie vom Messer in eine grosse, flache, mit ganz wenig Spiritus versehene Schale und legt sie der Reihe nach an den Rand). Vorsichtiges Entfernen des Spiritus durch Auflegen von Fliesspapier, Aufgiessen einiger Tropfen absoluten Alkohols, abermaliges Entfernen desselben mit Fliesspapier, Auftropfen einer ganz dünnen Collodiumlösung, Verdunsten des Aethers, Abziehen der Haut in 80%igem Alkohol, Wasser, Färben. Zum Zweck des Einlegens bringt man die Haut in 95%igen Alkohol, dann für einige Augenblicke in Alc. abs., dann in Carbol-Xylol und Xylol bis zur völligen Aufhellung. Balsam oben und unten!

heiten vorläufig Abstand genommen werden soll, da diese nachher für sich besprochen werden. Bei 8 Individuen, von denen 3 an chronischer Nephritis, 4 an Krebsleiden, 1 an Lebercirrhose gestorben waren, betrug der Procentsatz:

20, 23, 23, 28, 33, 45, 46, 46,

also im Mittel 33 %. Immerhin halten sich von diesen 8 Fällen noch 50 % in der Nähe der normalen Grenze.

Eine fast allgemeine und bedeutende Steigerung des Procentsatzes der Kolbenhaare tritt dagegen ein, wenn das betreffende Individuum an einer Infektionskrankheit gelitten hat. Nur Kinder scheinen hiervon eine Ausnahme zu machen. Denn bei 5 Kindern von 7 Monaten, 5, $5^1/_2$, 7 und 10 Jahren, die an Pneumonie, Scharlach, Diphtherie, Diphtherie und Tuberculose gestorben waren, wurde die normale Grenze, mit einer Ausnahme, kaum überschritten. Die Zahlen betragen nämlich:

87, 56, 40, 45, 44.

Um so erheblicher ist die Steigerung beim Erwachsenen, wo sie die Norm häufig um das $2^1/_2$ fache übersteigt. Der Procentsatz beträgt nämlich:

bei 10 Fällen von Phthisis: 18, 27, 30, 39, 40, 46, 47, 53, 64, 65,
„ 2 „ „ Pneumonie: 38, 42,
„ 1 Fall „ akuter Leukämie: 57,

also bei akuten sowie chronischen Infektionskrankheiten im Mittel 44 %, und von allen 13 Fällen bleiben nur 15 % in der Nähe der normalen Grenze.

Wenn nun auch der Durchschnitt bei allen genannten Erkrankungen ein hoher ist, so muss doch auffallen, dass die Grenzen, innerhalb deren der Procentsatz schwankt, ziemlich weite sind. Doch auch das hat seine Gründe, die aber hier nicht in äusseren Einflüssen liegen, sondern individueller Natur sind, nämlich auf Alter, Geschlecht und die Behaarung selbst zurückzuführen sind.

Was zunächst das Alter anbetrifft, so kommen bei Kindern an und für sich reichlich Kolbenhaare vor, aber bei Erwachsenen oft ebensoviele, während in hohem Alter von 70—80 Jahren stets ein höherer Procentsatz vorhanden zu sein scheint (40—50). Deutlicher schon ist der Einfluss des Geschlechtes, indem bei Männern unter gleichen Verhältnissen (Haarreichthum, -stärke, -farbe) mehr Kolbenhaare vorkommen wie bei Frauen,

wie überhaupt die hohen Zahlen von 64 und 65 % dem männlichen Geschlecht angehören.

Eine ganz besondere Einwirkung ist aber der Haarfarbe zuzuschreiben, indem bei blonden Individuen unter sonst gleichen Umständen der Procentsatz der Kolbenhaare ein viel höherer ist, wie bei Dunkelhaarigen. Das ist auch der Fall, wenn die Haarstärke gleich ist, worauf noch besonders aufmerksam gemacht werden muss, da man ja bei Blonden schon deswegen mehr Kolbenhaare erwarten wird, weil ihre Haare gewöhnlich sehr fein und zart sind. Es kommen bei Blonden, die lange schwer krank gewesen waren, durchschnittlich 41 %, bei Dunkelhaarigen 24 % Kolbenhaare vor, ferner bei Blonden, die Infektionskrankheiten erlegen waren, 47 %, bei Dunkelhaarigen in demselben Fall nur 30 %. Das stimmt überein mit den Berechnungen, die Pincus[1]) nach monatelangen, mühevollen Zählungen an gesunden Leuten über den täglichen Haarausfall anstellte. Um nur einige Beispiele aus seinen Tabellen herauszugreifen:

	täglicher Ausfall
19 j. Mann, Haar schwarz, dicht, stark:	44
18 j. „ „ blond, „ , „ :	74
19 j. „ „ schwarz, „ , „ :	44
18 j. „ „ blond, „ , „ :	96.

Wie soll man sich nun das spärlichere oder reichlichere Vorkommen von Kolbenhaaren erklären? Unna[2]) hat früher behauptet, die Kolbenhaare wären eine dem Papillenhaar gleichwerthige Form, aus letzterem hervorgegangen, der Unterschied wäre nur äusserlich, und sie wüchsen weiter. Diese Anschauung ist einem vielseitigen Widerspruch (Kölliker, Ranvier, Reinke, Fritsch, v. Ebner, Giovannini u. a.) begegnet. Es muss auch weiterhin darauf aufmerksam gemacht werden, dass das reichliche Vorkommen von Kolbenhaaren einmal bei erschöpfenden Krankheiten, andererseits bei Infektionskrankheiten sehr zu Gunsten derer spricht, die die Kolbenhaare für ausfallende Haare ansehen. Ist doch ein reichlicher Ausfall als Symptom verschiedener Infektionskrankheiten (Pneumonie, Phthisis,

1) Pincus, Virchow's Archiv 1866, Bd. 37.
2) Unna, Ziemssen's Lehrbuch Bd. 14, 1.

Typhus, Scharlach) bekannt unter dem Namen Alopecia symptomatica.

Es ist aber nicht immer gesagt, dass, wenn ein Haar in das Stadium des Kolbenhaares getreten ist, sein Ausfall unmittelbar bevorsteht. Vielmehr können die Kolbenhaare bekanntlich sehr lange fortbestehen, wie die Entdeckung von Langer beweist, dass die Winterhaare von Gemse, Hirsch und Reh während des ganzen Winters Kolbenhaare sind. Allmählich aber, natürlich unter günstigen Ernährungsverhältnissen, entwickelt sich ein junges Ersatzhaar, und zwar, wie mit wenigen Ausnahmen allgemein angenommen wird, im alten Balge. Dieses junge Haar erreicht später normaler Weise annähernd oder ganz dieselbe Stärke wie sein Vorgänger. Bei Störungen der ganzen Körperkonstitution aber bleibt dieses junge Haar entweder ganz aus, und man wird dementsprechend bei Leuten, die an einem schweren Leiden erkrankt und gestorben sind, fast nie junge Haaranlagen finden, oder aber der Wiederersatz ist insofern gestört, als die neue Generation bedeutend schwächer ist.

Es ist daraus ersichtlich, dass die verschiedenen Kolbenhaare auch oft verschiedene Bilder zeigen. Auf die dabei auftretenden verschiedenen Erscheinungen ausführlicher einzugehen, soll der Zweck der folgenden Abhandlung sein. Da mir dazu das reiche Material eine willkommene Gelegenheit bot, so legte ich mir eine Tabelle an, in der von fast allen Individuen mehr oder weniger, im Ganzen fast 200 Kolbenhaare genau beschrieben wurden, wovon fast 60 auf ein Individuum entfallen, das einen fast allgemeinen Haarwechsel aufwies. Es wurde zunächst die anatomische Struktur des zwischen Papille und Haarkolben zurückbleibenden Epithelstranges beschrieben, dann die Dimensionen des Haares, des Epithelstranges, der Papille u. s. w. mit Hülfe des Okularmikrometers gemessen. Eine Wiedergabe dieser umfangreichen Tabelle dürfte wohl nicht vonnöthen sein, weswegen die einzelnen Beschreibungen im Folgenden durch möglichst viele Beispiele erläutert werden sollen.

Wenn nun weiterhin nur von dem Wiederersatz im alten Balge gesprochen wird, ohne dass dabei auf die von Unna für Barthaare und von Stieda beschriebene Art von Wiederersatz Rücksicht genommen wird, wobei das junge Haar sich einen neuen Weg in die Cutis bahnt, so findet das seinen Grund da-

rin, dass weder Herr Geh. Rath Fritsch in seinem reichen Material, noch ich in der Kopfhaut je eine andere Art von Wiederersatz finden konnte, als die im alten Balge.

A. Der normale Haarwiederersatz bei den Kopfhaaren.

Am meisten muss uns bei der Beschreibung des Haarwiederersatzes der Epithelstrang zwischen Papille und Haarkolben interessiren, und dementsprechend soll den in diesem Gebilde vor sich gehenden Veränderungen auch besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden, zumal die betreffenden Vorgänge einer eingehenden Beschreibung bisher entbehren. Ehe aber damit begonnen wird, will ich in Kürze die verschiedenen auf dieses Thema sich beziehenden Ansichten anführen. v. Ebner[1]) zunächst, dem sich dann auch Kaposi anschliesst, glaubt, bei Ablösung des Kolbens blieben auf der Papille und dem bindegewebigen Haarbalg eine zusammenhängende Lage von Matrixzellen (Fusszellen) zurück, so dass man also an den Seiten der Papille zwei, sonst immer nur eine Lage von Epithelien erhält, die im Innern indifferente Zellen einschlössen. Die Fusszellen über der Papille enthielten oft Pigment. Wenn nun bei ihrem weiteren Emporsteigen die Papille atrophire, so hätten nicht mehr alle Epithelien auf ihr Platz, würden zum Theil losgestossen und lägen dann frei im Epithelstrang. Waldeyer[2]) und Unna, welch letzterer allerdings seine Beschreibung auf Präparate von den Augenlidern stützt, lassen den Epithelstrang aus indifferenten Elementen bestehen, wie Waldeyer sagt: „es scheint mir am richtigsten, zu sagen, dass mit dem Abheben des alten Haares die besonderen Charaktere der unten im Haarbalge befindlichen Zellen verloren gehen, und dass man es mit indifferenten Epithelzellen zu thun habe.“ Garcia[3]) endlich gibt die erste genauere Beschreibung, die allerdings nur Präparaten vom Fötus und Neugeborenen entnommen ist, indem er sagt, noch nach Ablösung des Haares würden im Epithelstrang Zellen produzirt, bald aber höre die Neubildung auf, die Zellen vergrösserten sich noch

1) Sitzungsberichte d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien 1876, Bd. 73.

2) Waldeyer, Atlas d. thier. u. menschl. Haare.

3) Garcia, Der Haarwechsel bei Embryonen und Neugeborenen.

etwas, wodurch der Epithelstrang noch verlängert würde. Dann aber schrumpften die Zellen, die Atrophie des epithelialen Cylinders schritte fort, die Papille mit sich nach oben fortreissend, bis das untere Ende der produktiven Region erreicht wäre. Nun umgäbe die äussere Wurzelscheide die Kuppe der Papille mit aktiven Cylinderzellen.

Ueber die weiteren Veränderungen, die sich im Epithelstrang bei Beginn der Neubildung des Ersatzhaares abspielen, ist man im allgemeinen einig. Waldeyer z. B. sagt: „Dieser Epithelzapfen, in welchem häufig grössere Pigmentanhäufungen zu sehen sind, vergrössert sich, seine Zellen vermehren sich durch Theilung, nehmen eine stärkere Tingirung bei Farbstoffpräparaten an, und der ganze Zapfen wächst nach abwärts auf dem Wege des stengelartigen Fortsatzes, der soeben beschrieben wurde (es ist die Rede von dem bei den meisten Kolbenhaaren vorkommenden unterhalb der Papille zurückbleibenden Rest des bindegewebigen Balges), d. h. in den alten Haarbalg, der wieder wegsam wurde, hinein. Er schiebt dabei die alte Papille, die sich nun ebenfalls wieder vergrössert und bald zu ihrem früheren Umfang wieder heranwächst, vor sich her. Das junge Haar legt sich dann auf der Papille genau in derselben Weise aus den Zellen des Epithelzapfens an, wie dies vorhin für das erste Bild des Haares beschrieben wurde.“

Ebenso lässt Kölliker[1]) eine Anschwellung und Vergrösserung im Epithelstrang auftreten, wodurch längere Fortsätze entstehen, in denen sich dann das junge Haar anlegt. Stöhr endlich spricht von einer Entsendung eines Haarkeimes nach embryonalem Muster.

Verfolgen wir nun an der Hand der beigegebenen Figuren die Schicksale eines Kolbenhaares vom Beginn seiner Bildung bis zu seiner Ausstossung, so ist das erste Stadium, welches man, wenn auch nicht oft, finden kann, so gestaltet, wie es Fig. 1a veranschaulicht. Das Haar sitzt nicht mehr unmittelbar auf der Papille, sondern ist abgehoben, unten etwas aufgefasert. Aber es ist noch kein typischer Kolben gebildet. Die Papille hat ihren alten Standpunkt noch inne, befindet sich also bei Haaren von 0,05 mm Stärke in der Richtung des Haares ge-

1) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre.

messen, noch 2,7—3,5 mm von der Oberfläche aus. Diese Entfernungen sind der Genauigkeit halber von einem einzigen Individuum genommen, das einen lebhaften, fast allgemeinen, Haarwechsel aufwies, und von dem eine grosse Schnittserie (70 Schnitte) zur Verfügung stand. Bei anderen Individuen sind die Maasse annähernd gleich. Wenn auch weiterhin von einer verschiedenen Tiefe der Papille in den einzelnen Stadien die Rede ist, so sind die Maasse ebenfalls dem einen Individuum entnommen, und beziehen sich auch immer auf Haare von 0,05 mm Stärke, welche am meisten vorkommen. Die Papille hat nun in diesem Stadium noch eine Länge von 0,165 mm, eine grösste Breite von 0,105 mm, eine kleinste von 0,051 mm. Die Färbbarkeit der Kerne ist gut. Der kurze Epithelstrang besteht aus einem Durcheinander verschiedener, ungleich grosser und gestalteter Epithelien, welche weder über der Papille noch nach dem bindegewebigen Haarbalg zu irgend eine Anordnung erkennen lassen. In der Nähe der Papille findet man zuweilen grössere Mengen von Pigment. Dieser Strang enthält aber noch Leben, wie das Vorkommen von Kerntheilungsfiguren in ihm beweist (Fritsch, Garcia), was auch ich an den Barthaaren und Cilien bestätigen konnte.

Das nächste Stadium, das dem eben beschriebenen sowohl dem anatomischen Bau als auch der Entfernung der Papille von ihrem alten Standort nach am ähnlichsten ist, zeigt uns in schwächerer Vergrösserung Fig. 1b, in stärkerer Fig. 2. Es ist dadurch ausgezeichnet, dass der Epithelstrang eine bedeutende Länge erreicht hat, der Kolben fertig ist, und die Papille, wenn auch nur wenig, in die Höhe gestiegen ist. Die Länge des Stranges erklärt Garcia so, dass durch Vermehrung seiner Elemente und eine darauffolgende Vergrösserung derselben der Kolben in die Höhe getrieben würde. Es fragt sich aber zunächst, ob denn alle Zellen des Stranges nur auf die wenigen anfangs zurückbleibenden zurückzuführen sind. Zum Theil sicher. Aber, wenn die Zellen der Wurzelscheiden beim Emporsteigen des Kolbens nicht auch zum Theil zurückblieben und an der Bildung des Stranges theilnähmen, so müsste der Kolben allmählich in einem grossen Conglomerat von Zellen stecken, während doch in der That nur eine mässige Anschwellung vorhanden ist. Dieser Anschwellung, die Unna Haarbeet nannte, soll im folgen-

den der genauere Beiname Kolbenlager gegeben werden. Weiterhin kann man doch kaum einem aus wenigen Zellen bestehenden schmalen Strange eine so starke mechanische Kraft zutrauen, um so mehr, als, wie wir später erkennen werden, derselbe Strang, viel dicker geworden und lebhaft wuchernd, weder auf Kolben noch auf Papille einen Einfluss ausübt, sondern nur eine leichte Krümmung seiner selbst erleidet. Nach den Anschauungen von Kölliker u. a. dagegen wird der Kolben dadurch in die Höhe getrieben, dass der bindegewebige Balg, unterstützt entweder durch in ihm enthaltene Muskelfasern oder durch den Druck der umgebenden Gewebe, sich unmittelbar hinter dem Kolben zusammenzieht, während ein Strang von Epithelien als Verbindung mit der Papille zurückbleibt. Dieser Strang nun muss sehr lang werden, wenn die Papille ihren Platz gar nicht oder kaum verlässt. Und dieses ist in der That der Fall. Während sich nämlich der Haarkolben jetzt in einer Höhe von 1,7 mm durchschnittlich befindet, also einen fast ebenso langen Weg zurückgelegt hat, befindet sich die Papille noch in einer Tiefe von 2,2 mm, hat also erst 0,8 mm zurückgelegt[1]). Hier einige Beispiele dieses Stadiums:

Tiefe der Papille	Länge des Haar-stengels	Länge der Papille	Grösste Breite der Papille.	Kleinste Breite der Papille.
2,42	0,17	0,150	0,100	0,075
2,38	0,25	0,145	0,090	0,075
2,38	0,25	0,150	0,099	0,060
2,04	0,32	0,145	0,090	0,050
1,80	0,59	0,150	0,050	0,040
1,70	0,59	0,150	0,050	0,040

Es steht da an 2. Stelle ein Gebilde, das bisher noch nicht erwähnt wurde, der Haarstengel. So nannte Wertheim[2]) den unterhalb der Papille sichtbaren Rest des bindegewebigen

1) Wenn es auch bereits durch v. Ebner festgestellt ist, dass die Papille höher steigt und kleiner wird, so ist doch die Angabe der genaueren Maasse hier unerlässlich, da dieselben zur Charakterisirung der einzelnen Stadien wesentlich beitragen.

2) Sitzungsberichte d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien 1864, Bd. 50.

Haarbalges, und dieser Ausdruck soll, wenn Wertheim ihn auch anders verstand, wegen seiner Kürze beibehalten werden. Ueber das Zustandekommen dieses Gebildes war man bisher im allgemeinen irriger Meinung. Unna, Kölliker, Wertheim behaupteten, er entstünde dadurch, dass der bindegewebige Haarbalg hinter der Papille zusammenfalle, Unna machte dann noch auf die dabei in ihm auftretende Verdickung und reichliche Gefässbildung aufmerksam. Erst Herr Geh. Rath G. Fritsch hat in jüngster Zeit darauf hingewiesen, dass die Papille doch mit diesem Bindegewebe fest zusammenhänge und bei ihrem Emporsteigen den ihr anhaftenden Theil des Balges mit sich nehmen, und so den ganzen Balg einstülpen müsse, dass es sich also nicht nur um ein Zusammenfallen handele. Diese Anschauung ist die einzige richtige, und das lässt sich auch beweisen, und zwar durch eine einfache Berechnung. Findet thatsächlich eine Einstülpung statt, dann muss man, um den früheren Standort der Papille zu erhalten, zu ihrer Tiefe noch das Doppelte der Länge des Haarstengels hinzurechnen, der also nun wieder ausgestülpt wäre. Wenden wir das auf unsere letzte Tabelle und vorausgreifend auf die folgende an, so erhalten wir als Tiefe der Papille:

$2{,}42+2\,.\,0{,}17=2{,}76$	$1{,}61+2\,.\,80=3{,}21$
$2{,}38+2\,.\,0{,}25=2{,}88$	$1{,}60+2\,.\,85=3{,}30$
$2{,}38+2\,.\,0{,}25=2{,}88$	$1{,}53+2\,.\,70=2{,}93$
$2{,}04+2\,.\,0{,}32=2{,}68$	$1{,}51+2\,.\,51=2{,}53$
$1{,}70+2\,.\,0{,}59=2{,}88$	
$1{,}80+2\,.\,0{,}59=2{,}98$	

Und das sind ja alles Tiefen, in denen man die Papillen von 0,05 mm dicken Haaren findet. Nun findet auch die von Unna erwähnte Verdickung und der grössere Gefässreichthum seine Erklärung, indem ja der Strang verdoppelt wird. Die unten vorhandene Umbiegung der Gefässe lässt sich auch zuweilen deutlich feststellen.

Gehen wir nun an der Hand von Fig. 2 und dem in Fig. 3 wiedergegebenen Querschnitte auf die Struktur des betreffenden Epithelstranges ein, so ist zunächst über seine Form zu bemerken, dass dieselbe unregelmässig, oft zackig ist, dass nach aussen keine scharfe Abrandung vorhanden ist, vielmehr die

einzelnen Zellen oft etwas vorspringen. Auch sonst sind die Elemente im allgemeinen regellos aneinander gelagert, zeigen vor allem über der Papille und an der Aussenseite des Cylinders keine Anordnung. Nur im Inneren sieht man eine grössere oder geringere Anzahl länglicher Kerne in der Längsrichtung verlaufen und oben um den Kolben, unten um die Papille herum auseinander strahlen. Diese Kerne sind oft schmal und intensiv gefärbt, und das ihnen zugehörige Protoplasma zeigt zuweilen (an Präparaten aus Alkokol absolutus oder Müllerscher Flüssigkeit) eine eigenthümliche homogene, gelbbraune Farbe, wie sie der Hornsubstanz zukommt. Garcia sagt über diese langen Stränge, dass keine Zellproduktion mehr stattfände, vielmehr deutliche Anzeichen von Atrophie sich bemerkbar machten. In der That findet man in einem solchen Strange keine Kerntheilungsfiguren mehr, die Kerne färben sich nicht sehr intensiv, was vor allem daran erkenntlich ist, dass sie sich gegen die dunkelgefärbten Kerne der Papille abheben, zuweilen erscheinen sie auch wie zerfallen. An Chromsäurepräparaten vermisst man fast ganz die sonst in der Cylinderzellenschicht reichlich vorhandenen Zellen mit schmalen, fast schwarz gefärbten Kernen. Diese kommen zwischen den normalen Cylinderzellen in kleinen, regelmässigen Abständen vor, und sind nach der Erklärung des Herrn Geh. Rath G. Fritsch als die Folge eines einseitigen Chromatinniederschlages durch die Fixirungsflüssigkeit anzusehen. Allein eine richtige Atrophie, wie sie uns Fig. 14 darstellt, kommt bei gesundem Haarwuchs nicht vor und ist wohl immer als eine Folge von äusseren schädlichen Einflüssen, also Allgemeinerkrankungen, anzusehen (s. u.). Vielmehr handelt es sich wohl um ein Stillstehen der Thätigkeit, um ein Ruhen lebensfähiger Elemente, bei dem vielleicht einige atrophiren. Noch eine Eigenthümlichkeit dieses Stadiums muss angeführt werden, nämlich das bisweilen bemerkbare Vorkommen kleiner Perlkugeln im unteren Abschnitt des Stranges (Fig. 14 u. 16). Diese Perlkörner sind meist pigmentreich, scheinen auch nur bei starker Atrophie im Strange bemerkbar zu sein.

Alle diese eben beschriebenen Strukturverhältnisse stimmen aber wenig mit dem überein, was v. Ebner über die Vorgänge beim Beginn der Kolbenhaarbildung schreibt. Es ist von einem

Zurückbleiben von geordneten Fusszellen weder über der Papille, noch nach dem bindegewebigen Balge zu etwas bemerkbar. — Andererseits darf es keinem Zweifel begegnen, dass überhaupt Reste der äusseren Wurzelscheide, sowie der inneren und der Keimschicht des Haares zurückbleiben (Fig. 10). Aber weiterhin ist auch das Pigment des Stranges nicht immer an die der Papille anliegenden Epithelzellen gebunden, liegt vielmehr nach neueren Untersuchungen zwischen ihnen und bildet ein feines Netzwerk (Kölliker, Fritsch). Und wenn auch einmal über der Papille und im Strange pigmenthaltige Zellen liegen, so darf man die Herkunft derselben in letzterem Falle nicht dadurch erklären, dass bei Atrophie der Papille nicht mehr alle pigmenthaltigen Zellen auf ihr Platz fänden, daher zum Theil losgestossen würden und nun frei im Strange lägen; denn man findet häufig im Strange Zellen mit Pigment, wenn die der Papille unmittelbar anliegenden Epithelien vollständig frei von Pigment sind.

Aber haben wir denn hier auch wirklich ein Anfangsstadium vor uns? Diese Frage kann entschieden bejahend beantwortet werden. Denn einmal ist dieses Stadium anatomisch am meisten demjenigen unähnlich, welches wir später mit Sicherheit als das Endstadium erkennen werden, lässt sich aber durch Uebergangsformen zu dem letzteren überleiten. Dann findet man in solchen Strängen nie Spuren einer Haaranlage. Endlich ist die Papille hier ihrem früheren Standort noch am nächsten. Ob wir aber hier eine besondere Art von Kolbenhaaren vor uns haben, die neben anderen besteht, das wird noch später besprochen werden, woraus klar werden wird, dass auch dieser Einwand bei Seite geschoben werden muss.

Sowie aber die Papille beginnt, weiter emporgetrieben zu werden, so beginnt auch in den Zellen des Stranges sich neues Leben zu regen. Von der Cylinderzellenschicht des Kolbenlagers aus nach unten bildet sich nämlich allmählich auch im Strang eine denselben umkleidende Cylinderzellenschicht, welche immer tiefer greift und endlich sich bis an den Hals der Papille erstreckt, die allmählich auch einen grösseren Weg zurückgelegt hat. Sie ist nämlich jetzt nicht mehr weit entfernt von dem Standpunkt, den im vorigen Stadium der Kolben eingenommen hatte, welcher inzwischen noch höher gerückt ist, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht:

Tiefe der Papille	Länge des Haar-stengels	Länge der Papille	Grösste Breite der Papille	Kleinste Breite der Papille
1,72	?	0,075	0,060	?
1,61	0,80	0,105	0,090	0,045
1,60	0,85	0,120	0,075	0,030
1,53	0,70	0,120	0,090	0,045
1,51	0,51	0,090	0,081	0,060

Die Papille ist ausserdem etwas kürzer geworden, der Haarstengel länger. Dieses Stadium der Regeneration des Stranges ist in 2 verschiedenen Stadien in Figur 1 c und 1 d (4) veranschaulicht. Figur 1 c (cf. Fig. 11, die das entsprechende Stadium einer Cilie zeigt) zunächst zeigt ein nicht sehr häufig zu beobachtendes Bild. Man sieht als Fortsetzung der Cylinderzellenschicht des Kolbenlagers nach unten einen Mantel lebhaft färbbarer Cylinderzellen um den Strang verlaufen, deren Kerne in den oberen Partien senkrecht zur Axe desselben stehen, dann aber immer mehr nach unten geneigt erscheinen und allmählich in die regellos aufeinander gelagerten Zellen der unteren Partie übergehen. Diesen allmählichen Uebergang kann man schon an dem vorigen Stadium zuweilen wahrnehmen, wenn die Papille nicht mehr sehr tief sitzt, wo dann die erst senkrecht stehenden Cylinderzellen des Kolbenlagers allmählich in die Zellen des Stranges verlaufen. Weiter vorgeschritten sehen wir den Process in Figur 4 d (bei stärkerer Vergrösserung). Hier findet man die Cylinderzellen in der ganzen Länge des Stranges vom Kolbenlager bis zum Hals der Papille, welche allmählich ihre frühere, lebhafte Färbung eingebüsst hat, aber durch einige längliche Zellen mit schmalen, dunklen Kernen abgesäumt wird. Diese liegen ihr aber nicht unmittelbar an, sondern lassen unter sich oft noch einige Epithelzellen erkennen. Es ist wohl denkbar, dass die Bildung dieser Elemente von den oben beschriebenen in der Längsrichtung des Stranges verlaufenden Spindelzellen ausgeht, denen sie ihrer Structur nach sehr ähnlich sehen.

Wie aber hat man die Bildung des Cylinderepithels zu verstehen? Handelt es sich um eine Produktion ganz neuer Elemente, die über den alten Strang gewissermaassen wie ein Handschuh über die Hand gezogen werden, oder bilden sie sich aus den Zellen des Stranges. Ein Theil ist sicher durch Zellproduktion

neugebildet, aber im allgemeinen scheint das Cylinderepithel sich doch aus vorhandenen Elementen umzubilden. Denn, würde wirklich eine ganz neue Umkleidung geschaffen, so müsste man anfangs in den oberen Partieen senkrecht zur Axe stehende Cylinderzellen finden, die mit einer scharfen Grenze aufhören und auf einem Strang regellos zusammengehäufter Epithelzellen aufsitzen, der sich noch weiter nach unten fortsetzt. Allein es fehlt eine schroffe Grenze, und ist vielmehr ein ganz allmählicher Uebergang gegeben.

Anders schildert Garcia die Vorgänge in diesem Stadium. Während nämlich hier mit dem Beginn des Emporsteigens der Papille auch die Regeneration des Stranges beginnt, lässt Garcia mit demselben Zeitpunkt eine immer grössere Atrophie im Strange Platz greifen. Es ist dieses ein direkter Widerspruch, aber doch nur anscheinend, insofern als beide Formen, wie wir später sehen werden, vorkommen. Allein diese Form ist für die Kopfhaare des Erwachsenen als die normale anzusehen.

Zuletzt betrifft nun die Regeneration im Strange die Elemente über der Papille, und man muss wohl annehmen, dass dieser Boden des Ersatzhaares, seine Keimschicht, neu geschaffen wird, da ja kein Material zu ihrer Bildung aus alten Elementen vorhanden ist, wie man aus Fig. 4 entnehmen kann. So entsteht das typische Bild, das uns Fig. 1 c und 5 bieten. Dieses Stadium, wo also die Regeneration des Stranges vollendet ist, findet man bei einer Tiefe der Papille von durchschnittlich 1,45 mm, wie die folgenden Beispiele zeigen:

Tiefe der Papille	Länge des Haarstengels	Also ursprüngliche Tiefe der Papille	Länge der Papille	Grösste Breite der Papille	Kleinste Breite der Papille
1,58	0,75	3,08	0,090	0,075	0,060
1,53	0,75	3,03	0,093	0,075	0,060
1,48	0,70	2,88	0,066	0,075	—
1,41	?	—	0,066	0,063	—
1,40	0,70	2,80	0,981	0,066	—
1,32	0,80	2,92	?	?	—

Die Breite der Papille am Hals ist jetzt die grösste geworden, da der eigentliche Hals verstrichen ist (Fig. 5). Zu-

gleich ist der Längsdurchmesser kürzer geworden. Mehr aber muss uns der Bau des Stranges interessiren, der einen charakteristischen, stets wiederkehrenden Befund ergiebt. Wir haben zunächst eine nach aussen überall mit Cylinderepithel umgebene Zellmasse, welche unten eine Einstülpung zur Aufnahme der Papille aufweist. Ueber dem Cylinderepithel der Papille zeigen sich die allerersten Vorboten der Entwicklung des Ersatzhaares, bestehend in einer 2—3 fachen Schicht länglicher Zellen mit grossen Kernen, die der Oberfläche der Papille parallel verlaufen, und, wenigstens die unterste Lage, sich durch eine gewisse Helligkeit auszeichnen. Diese Zellen stehen zweifellos in irgend einer Beziehung zu den beim vorigen Stadium erwähnten Spindelzellen über der Papille. Aber der ganze Strang bietet noch eine andere Eigenthümlichkeit. Es macht nämlich den Eindruck, als ob seine ganze Axe etwas gegen die des Haares s e i t l i c h v e r s c h o b e n wäre. Zugleich erscheint er etwas geknickt oder besser gebogen und zwar so, dass die konvexe Seite dahin zu liegen kommt, wohin die Verschiebung stattgefunden (Fig. 5). Für diese Verschiebung kann es nur folgende Erklärung geben. Wenn nämlich, was man an dem Vorhandensein von Kerntheilungsfiguren erkennt, die Cylinderzellen des Stranges sich vermehren, so wird der Strang das Bestreben haben, den Kolben empor- oder die Papille herabzudrängen. Dazu ist aber nicht genügend Kraft vorhanden. Nun schneiden sich aber die Axen von Haar und Strang stets unter einem allerdings sehr stumpfen Winkel. Diejenigen Zellen nun, welche an der Innenseite dieses Winkels liegen, sind durch den unmittelbar über ihnen liegenden Kolben in ihrer Entwicklung sehr beschränkt, werden also bei einer weiteren Vermehrung bewirken, dass der Strang sich biegt und zwar nach der anderen Seite, wo der Widerstand geringer ist. Dadurch werden die Axen von Haar und Strang etwas verschoben, und dieses ist sehr zweckmässig. Denn ohne eine solche Verschiebung würde sich das feine Härchen, das sich allmählich bildet, an dem Kolben stossen und umbiegen, während ihm so der Weg durch die weichere äussere Wurzelscheide offen steht. Andererseits liefert uns diese Erscheinung den sicheren Beweis dafür, dass thatsächlich auf die Papille von unten her ein Druck ausgeübt wird, und nicht von oben ein Zug.

Die so entstandene Abgrenzung zwischen Kolbenlager und

Strang wird noch dadurch verschärft, dass sich die Elemente des letzteren, lebhaft vegetirend, intensiv färben, die des ersteren dagegen, atrophirend, nur wenige gut gefärbte Kerne aufweisen.

Allein zuweilen scheint diese Absetzung zu fehlen. Verfolgt man aber dann den Strang in die benachbarten Schnitte, so wird man diese Erscheinung stets dadurch erklärt finden, dass der von Haar und Strang gebildete Winkel sich nicht nach rechts oder links, sondern nach oben oder unten öffnet (Fig. 1 *g*).

So ist nun der Boden für den Nachwuchs geebnet, der sich denn auch allmählich zu entfalten beginnt, indem sich über der Papille eine helle Kappe bildet, Figur 1 f, bestehend aus grossen, polygonalen Zellen mit grossen, bläschenförmigen Kernen, und abgegrenzt von den bekannten dunklen Kernen. Diese Kappe wächst in die Länge und es entsteht eine kegelförmige, an den Seiten etwas eingesunkene Haaranlage (Unna, v. Ebner). Es ist aber wohl bisher noch unbekannt, dass die Spitze dieser Kappe einen feinen Fortsatz von spindelförmigen Zellen mit zuweilen dunklen Kernen in den Epithelstrang entsendet Fig. 7 u. 8. Wo stammt dieser Fortsatz her? Es ist wohl kaum denkbar, dass er von den dunkelkernigen Zellen, die die Haaranlage überdecken, producirt wird. Oder hängt er mit den spindelförmigen, seinen Elementen verwandten Zellen zusammen, die in dem Anfangsstadium des Kolbenhaares im Innern des Stranges verlaufen? Verfolgen wir diese Zellen durch die anderen, folgenden Entwicklungsstadien des Stranges, so fällt zunächst auf, dass wir sie im Stadium der Regeneration oft vermissen. Allein, bei den Krümmungen, die dabei im Strang auftreten, ist das schon denkbar. Nun treten bei Vollendung der Regeneration über dem Epithel der Papille ebenfalls dunkle Kerne auf, die wohl von den ersteren herrühren können. Wächst nun aber die Haaranlage mit dieser Bedeckung weiter, wird dieselbe oben spitz zulaufend und legen sich die durch den ganzen Strang von Anfang an verlaufenden (vielleicht eine feine, zusammenhängende Membran bildenden) Spindelzellen dieser spitzen Anlage an, so kann allerdings ein feiner Fortsatz vorgetäuscht werden. Und so ist es in der That, wie uns Fig. 8 zeigt, die uns die junge Haaranlage einer Cilie, genau nachgezeichnet, vorführt. Wir ersehen aus dieser Figur, dass die betr. Zellen neben der Haaranlage verlaufen und nicht von ihrer Spitze ausgehen.

Ueber den Zweck dieses feinen Gebildes darf man sich nur in Muthmaassungen ergehen. Es wäre zweierlei möglich: entweder diese Zellen würden zu den Zellen der sogenannten Henleschen Schicht, wogegen allerdings Figur 8 spricht, aus welcher hervorzugehen scheint, dass letztere aus den obersten Zellen des Kegels gebildet wird, oder sie würden zu einem Oberhäutchen der inneren Wurzelscheide.

Betrachten wir uns nun die Maasse eines Kolbenhaares in diesem Stadium wie überhaupt beim Beginn der Haaranlage, so finden wir die Papille in einer Tiefe von durchschnittlich 1,36 mm, wie folgende Beispiele zeigen:

Tiefe der Papille	Länge des Haarstengels	Ursprüngliche Tiefe der Papille	Länge der Papille	Grösste Breite der Papille	Kleinste Breite der Papille
1,44	0,085	3,14	0,120	0,075	0,057
1,44	0,086	3,16	0,075	0,075	0,045
1,36	0,085	3,06	0,105	0,090	0,060
1,19	0,096	3,11	0,120	0,066	0,045

Also: Die Anlage des Haares erfolgt bei dem höchsten, mindestens einem sehr hohen Standpunkt der Papille. Dass dies richtig ist und zwar für alle Fälle, liess sich auch an den Cilien erkennen, wie folgende Tabelle beweist:

	Haarstärke	Tiefe der Papille bei:			
		Papillenhaaren	beginnender Regeneration des Stranges	vollendeter Regeneration des Stranges	Haaranlage
I. Individ.	0,1 mm 0,026 mm[1])	2,83 1,15	—	2,05 1,02, 1,02	2,15, 2,15 0,93, 0,93, 0,80
II. Individ.	0,1 mm	2,38-2,89	2,21 u. 2,04	1,70	1,61

Daraus lässt sich mit Bestimmtheit ersehen, dass weder erst ein Fortsatz in die Tiefe wächst, wo dann das junge Haar sich nach embryonalem Muster anlegt oder (Stöhr) ein Haar-

1) Es handelt sich um die feineren Härchen, die auf der Oberfläche der Augenlider (oberen) sitzen.

keim in die Tiefe entsandt wird. Erst, wenn das junge Haar eine beträchtliche Länge erreicht hat, wobei es seine Feinheit Anfangs noch bewahrt, erreicht es die Tiefe seines Vorgängers, was man bei den Cilien, wo das Kolbenhaar erst spät ausgestossen wird, sehr oft beobachten kann. Auch an den Kopfhaaren findet man Gelegenheit, sich von dieser Thatsache zu überzeugen, wo man auch nach Ausstossung des Kolbenhaares noch das junge Haar an einer allseitigen starken Hervorwölbung der äusseren Wurzelscheide in der Gegend des früheren Kolbenlagers erkennen kann. Selbst, wenn das junge Haar die Tiefe seines Vorgängers ganz erreicht hat, was man an dem Fehlen des Haarstengels erkennt, hat es noch eine sehr geringe Dicke, wenigstens in seinen oberen Partien, und entwickelt sich erst allmählich zu seiner normalen Stärke (v. Ebner, Unna u. A.)

Führen wir uns noch einmal in aller Kürze die Veränderungen vor Augen, die im Kolbenhaar vom Beginn seiner Bildung bis zur Vollendung des Ersatzhaares vor sich gehen: Nach Abtrennung des Haares von seiner Papille bleibt zwischen beiden ein Strang von Epithelien zurück, die im ersten Augenblick noch neue Elemente bilden, sehr früh aber mit der Produktion aufhören, und alsbald einen Cylinder von regellos zusammenliegenden Zellen bilden. Dieser Strang erreicht eine grössere Länge dadurch, dass der Kolben anfangs schneller emporgetrieben wird als die Papille, welche ihren alten Standort nur wenig verlässt. Ein solcher Strang zeigt eine unregelmässige Form, unebene Oberfläche, Durcheinanderliegen der Elemente, die nur im Inneren eine gewisse Anordnung in Gestalt längs verlaufender Spindelzellen aufweisen, und eine geringe, nur wenige Zellen betreffende Atrophie. Beginnt nun die Papille emporzusteigen, so tritt im Strang eine Wiederbelebung und Regeneration dadurch ein, dass derselbe an die Cylinderzellenschicht des Kolbenlagers sich anschliessend, eine Umkleidung mit Cylinderepithel erhält, die um so tiefer reicht, je höher die Papille steht, und zuletzt auch die Papille selbst überzieht. Darauf erfolgt die Haaranlage bei einem sehr hohen oder höchsten Stand der Papille, nachdem durch Zellwucherung der Strang ein wenig gegen das Kolbenlager verschoben, und so dem wachsenden Ersatzhaar der Weg ge-

ebnet war. Die Haaranlage wird von einigen Spindelzellen überzogen, welche von dem oben erwähnten im Strange verlaufenden gebildet werden und mit diesen zusammen zur Bildung der Henle'schen Schicht (?) oder eines Oberhäutchens der inneren Wurzelscheide (?) dienen. Mit dem weiteren Wachsthum des Ersatzhaares wird auch die Papille allmählich in dieselbe oder annähernd dieselbe Tiefe gedrängt.

Dies ist also der Vorgang beim normalen Haarwechsel der Kopfhaare. Dagegen könnte man aber den Einwand erheben, dass zwei so verschiedene Formen von Kolbenhaaren, wie sie in Figur 1 d und 1 e dargestellt sind, für das Vorkommen von zwei Arten von Haarwiederersatz sprechen, zumal man Figur 3 b bei allen feineren Haaren und bei Cilien stets vermisst. Allein, alle diese Haare unterliegen ja ganz anderen Druck- und Zugverhältnissen, die nach Kölliker's Beobachtungen und nach neueren Untersuchungen durch Herrn Geh.-Rat G. Fritsch einen grossen Einfluss auf die Kolbenhaare haben, als die tief in das subcutane Fettgewebe reichenden starken Kopfhaare; ferner wird man, wie wir später sehen werden, auch bei den anderen Haaren einen sicheren Unterschied zwischen Anfangs- und Endstadium vorfinden, der eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Unterschied bei Kopfhaaren aufweist. Und weiterhin spricht das Vorkommen von Uebergangsformen, die sich der Vollkommenheit nähern mit dem zunehmenden Steigen und Kleinerwerden der Papille entschieden für einen Zusammenhang der beiden Arten. Allein eine, wenn auch grosse Anzahl von Beispielen beweist nicht die Allgemeinheit dieser Thatsache, von der man sich durch die Betrachtung von Flachschnitten überzeugen kann. In den tieferen Schnitten nämlich, also im subcutanen Fettgewebe findet man bei jedem Individuum ausnahmslos Querschnitte, wie sie in Figur 3 dargestellt sind, bei denen der Strang von schwach färbbaren ungeordneten Elementen gebildet wird, einen zackigen, unregelmässigen Rand aufweist, der oft weite Fortsätze zeigt, die dann dem Gebilde Sternform geben (zuerst von v. Ebner beschrieben) und von einer dicken Glashaut umgeben ist (s. Unna). Untersucht man aber Schnitte aus der unteren Gegend des Corium, bei Individuen mit gesundem, kräftigem Haarwuchs, so findet man fast nur Querschnitte von Strängen, deren Rand glatt, höchstens gewellt erscheint, und die nach aussen ein lebhaft färbbares Cylinderepithel aufweisen (Figur 6). Die wenigen anderen Querschnitte gehören dann, wie man durch Betrachtung

der höheren Schnitte erkennt, stets feineren Haaren an, deren Papille sich in höheren Regionen aufhält.

B. Haarwiederersatz bei dünneren Haaren und Cilien (Haarwiederersatz bei schnellem Haarwechsel).

Es muss in dieser Ueberschrift auffallen, dass man gerade die feineren Haare neben den viel stärkeren Cilien erwähnt, und doch ist dies berechtigt. Allen diesen Haarformen nämlich ist das gemeinsam, dass die einzelnen Generationen eine kürzere Lebensdauer haben als bei den starken Kopfhaaren, was man daran erkennt, dass unter den ersteren sehr viele Kolbenhaare [1]), und zwar auch bei gesunden Individuen, vorkommen, und dass diese Kolbenhaare alle möglichen Entwicklungsstadien aufweisen. Die Verkürzung der Lebensdauer hat aber auch eine Verkürzung der Dauer des Kolbenhaarstadiums, resp. eine schnellere Entwicklung des Ersatzhaares zur Folge, wie wenigstens für die Cilien durch Berechnungen von Mähly [2]) sichergestellt ist. Letzterer berechnete die Dauer des Papillenhaarstadiums auf 30, des Kolbenhaarstadiums auf 105 Tage. Ungefähr in die Mitte dieser Zeit würde der Beginn der Haaranlage fallen, da man fast gleich viel Kolbenhaare mit und ohne Haaranlage oder junges Ersatzhaar findet, welche demnach nach ca. 50 Tagen sich einstellen würde. Anders bei den Kopfhaaren, wo auf 100 Haare 25 Kolbenhaare kommen. Dann ergiebt sich für das Papillenhaar eine Lebensdauer von ca. 1200 Tagen, für das Kolbenhaar eine solche von 400. Dieses Resultat erhalten wir auf folgende Art: Nimmt man an, dass die behaarte Kopfhaut einer Fläche von 4 qdm entspricht und

1) Z. B. bei den Kopfhaaren:

	pro qmm			
	Starke Haare	mit Kolbenhaaren	schwache Haare	mit Kolbenhaaren
35jähr. Frau (vit. cordis)	385	77	84	63
47jähr. Frau (Apoplexie)	224	49	112	49
52jähr. Mann „	217	35	119	49
79jährige Frau (Altersschwäche)	245	42	105	91

2) Mähly, Anatomie der Cilien. Rostock 1879.

dass auf den qdm. im Mittel 40000 Haare kommen, so erhalten wir eine Gesammtanzahl von 160000 Haaren, wovon dann 40000 Kolbenhaare sind. Nach den Berechnungen von Pincus fallen nun täglich ca. 100 Kopfhaare aus (im Durchschnitt), d. h. es werden täglich 100 Kolbenhaare verloren. Findet man nun stets ca. 25% Kolbenhaare in der Haut, so müssen auch täglich wieder 100 Haare zu Kolbenhaaren geworden sein. Die 40000 Kolbenhaare, die an einem bestimmten Tage vorhanden sind, würden also nach $40000 : 100 = 400$ Tagen verschwunden sein, und natürlich die an dem betreffenden Tage entstandenen zuletzt. Also ergiebt sich für die Kolbenhaare eine Lebensdauer von 400 Tagen, für die Papillenhaare eine solche von 1200 Tagen, also für die ganze Lebensdauer eines Haares eine Zeit von 1600 Tagen[1]). Bei den Kopfhaaren findet man nun unter 100 Kolbenhaaren immer nur 20 mit Haaranlage oder jungem Haar. Es würde somit die Haaranlage nach ca. 300 Tagen beginnen, also 6 mal später als bei den Cilien. Dann müssen natürlich die Veränderungen im Kolbenhaar bei den Cilien nicht so scharf ausgeprägt sein, wie bei den Kopfhaaren, es wird keine Atrophie auftreten, und die Regeneration früher beginnen. Aehnliche Resultate werden wir bei allen feinen Haaren erhalten, die ja ebenfalls oft wechseln. Es muss aber noch einmal darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Verschiedenheit gegenüber den starken Kopfhaaren zum Theil auch auf die Verschiedenheit der Druckverhältnisse zurückgeführt werden muss. Wir erhalten nun folgendes Bild: Kurze Zeit nach dem Beginn des Anstieges des Kolbens wird auch die Papille emporgetrieben, so dass der Epithelstrang nur eine unbedeutende Länge erreicht. Auch zeigt er schon sehr früh in seinem oberen Abschnitt Cylinderepithel. Der weitere Verlauf gleicht demjenigen bei den stärkeren Kopfhaaren, nur entfernt sich die Papille hier nicht so weit von ihrem früheren Standort (siehe Figur 8). Figur 9 zeigt uns die verschiedenen Stadien des Verlaufs bei schwacher Vergrösserung, Fig. 10 (=9a), 11 (=9b) und 8 (=9d) bei stärkerer.

1) Pincus nahm als Lebensdauer 2—4 Jahre an.

Der Unterschied gegenüber den stärkeren Kopfhaaren beruht also lediglich auf dem Fehlen der in Figur 1*b* dargestellten langen, theilweise atrophirenden Stränge, sowie auf dem Eintreten der Regeneration des Stranges unmittelbar nach dem Beginn des Ansteigens des Kolbens. Die Vorgänge bei dieser Form von Haarwiederersatz ähneln am meisten der Beschreibung v. Ebner's, besonders unmittelbar nach der Trennung (Fig. 10). Allein eine als ein epithelialer Ueberzug zu denkende Lage von Matrixzellen, besonders über der Papille, ist doch nicht wahrzunehmen, zumal wenn erst der Strang ein wenig länger geworden ist.

Da gerade von den Cilien die Rede ist, so möchte ich noch einige Worte an den Haarwiederersatz bei diesen Haaren knüpfen. Zunächst eine Eigenthümlichkeit, die mir, wenn auch nicht so ausgeprägt, schon bei den Kopfhaaren auffiel, nämlich das Vorkommen desselben Stadiums der Entwicklung bei einzelnen Gruppen von Kolbenhaaren. Manchmal findet man in einer Reihe von Schnitten nur Haare, die sich eben von der Papille abgelöst haben, dann wieder neben einander 2—3 Bälge mit jungen Häärchen u. s. w. Es scheint somit, als ob die Haare bestimmter Regionen fast gleichzeitig wechseln. Zweitens sind in der Tabelle (Fig. 12a—d) Kolbenhaare abgezeichnet, bei denen vom Kolbenlager einmal sogar 2 Fortsätze mit jungen Haaren ausgehen. Wenn diese Thatsache auch schon lange von Unna für die Cilien festgestellt ist, so halte ich es doch für der Mühe werth, diese von einigen Seiten angezweifelte Erscheinung durch einige Beispiele zu illustriren. An den Kopfhaaren konnte ich diese Form von Neubildung nicht beobachten.

C. Haarwiederersatz in der Kopfhaut bei Schwächung des Haarwechsels.

Es ist bekannt, dass beim normalen Wiederersatz die neue Generation dieselbe Tiefe und Stärke erreicht, wie der Vorgänger, und dass erst ganz allmählich das Ersatzhaar immer feiner wird und weniger tief in die Haut hinabreicht, um nach einem Verlauf von Jahrzehnten zu einem Lanugohärchen zu werden, bei dessen Ausfall endlich einmal der Wiederersatz ausbleibt und der Balg verödet. So kommt es, dass bei alten Individuen fast nur schwache Haare vorkommen (70—80 Jahre alte Personen haben z. B. 64—70% feiner Haare). Die wenigen übrig geblie-

benen starken Haare muss man sich dann so erklären, dass sie entweder sehr wenig gewechselt haben, und dass es in der That Haare von sehr langer Lebensdauer giebt, kann man an den Zöpfen der Frauen sehen, oder dass diese Haare erst später gebildet worden sind.

Derselbe Prozess nun kann aber bei Schwächung der Körperkonstitution auch in einem schnelleren Tempo erfolgen, so dass der definitive Ausfall eines Haares und die Verödung des Balges innerhalb weniger Jahre eintritt. Diese Alopecia praematura könnte auf 2 Arten vor sich gehen, einmal dadurch, dass die Lebensdauer der einzelnen Generationen verkürzt wird, dass schnell wechselnd Haar auf Haar folgt, dabei Tiefe und Stärke immer mehr abnimmt, endlich ein Lanugohärchen entsteht, und dann auch dieses verloren geht. Oder die Lebensdauer wird nur wenig oder garnicht beeinträchtigt, aber dafür tritt ein grosser Unterschied in der Stärke ein; auf ein starkes Haar folgt unmittelbar ein mittelfeines, dann ein ganz feines, und dieses fällt endlich aus. Diese beiden Formen müssen nun ein ganz verschiedenes anatomisches Bild geben. Im ersterem Falle wird man viele Kolbenhaare in allen Stadien, mit und ohne Haaranlagen finden, die uns das Bild des oben beschriebenen schnellen Wechsels darbieten, das Fehlen langer atrophirender Stränge, das frühe Eintreten der Regeneration. Ein solches Bild konnte ich bei meinen Fällen, wo doch oft eine Schwächung des Haarwuchses zu erwarten war, nie vorfinden, und dieses stimmt überein mit der von Pincus bewiesenen Thatsache, dass im Beginn der Alopecie die Summe der ausfallenden Haare nicht steigt, wie Pincus mit den Worten ausdrückt: „Die Durchschnittszahlen des täglichen Verlustes der Gesunden und der an Alopecie Leidenden liegen innerhalb derselben Grenze“. In letzterem Falle hingegen wird dem ganzen Process der Stempel der Schwäche aufgedrückt sein, starke Atrophie, spät eintretende Regeneration u. s. w.

Diese letztere Erscheinung konnte ich wiederholt beobachten in der Haut von Individuen, die an schweren, chronischen Krankheiten zu Grunde gegangen waren, wo natürlich die Atrophie besonders ausgeprägt war. Verfolgen wir die betreffenden Vorgänge an der Hand der beigegebenen Fig. 13, so erhalten wir folgendes Bild: Wie gewöhnlich bei den Kopfhaaren

treten Anfangs die bekannten langen Stränge auf, die sich von den normalen aber dadurch unterscheiden, dass sie (Fig. 13a, 14 cf. Fig. 2) nicht so solide, nur aus wenigen Elementen zusammengesetzt sind, die wie gelockert erscheinen und sich gewöhnlich nur schwach färben. Die Oberfläche des Stranges ist uneben, sie zeigt Falten, lange, zackige Vorsprünge. Die Dicke ist ganz verschieden in den einzelnen Partien, bald besteht der Strang nur aus wenigen Zellen, bald zeigt er Anschwellungen mit Perlkornbildung. Aber stets findet man in seiner Mitte die oben erwähnten Spindelzellen, die ganz besonders widerstandsfähig erscheinen.

Während nun beim normalen Wiederersatz mit dem Emporrücken der Papille die Regeneration des Stranges beginnt, hält hier die Atrophie an, wird zuweilen sogar noch ausgeprägter, die schon vorhin nachweisbare Knickung des Stranges gegen die Papille wird so stark, dass die beiden Gebilde oft spitzwinklig zu einander stehen. Erst wenn die Papille einen sehr hohen Stand einnimmt, beginnt die Regeneration, die vollendet ist, wenn die Papille schon ganz in der Nähe der Oberfläche angelangt ist.

Hier einige Beispiele:

	Haarstärke	Tiefe der Papille bei			
		Papillenhaaren	(Atrophie im Strang noch bei ein. Tiefe von)	Beginn der Regeneration	Vollendung der Regeneration
16jähr. Mann Phthisis	0,07	3,2—3,4	1,6—1,5		1,0
55jähr. Mann Magencarcinom 67jähr. Mann Lebercarcinom	0,05	2,0—2,15	1,0—0,95	0,8—0,75	0,7—0,55

Dass unter diesen Verhältnissen auch der junge Nachwuchs leidet, ist wohl zu erwarten. Das kann man aber durch eine mikroskopische Untersuchung nicht beweisen, da ja auch bei gesundem Haarwuchs die Ersatzhaare anfangs nur sehr schwach sind, man kann sich aber auf die maassgebenden Untersuchungen von Pineus berufen, welcher das Vorwärtsschreiten der Alopecie

dadurch charakterisirt, dass der Haarboden sichtbar dünner wird, d. h. dass ein grosser Theil der Haare beträchtlich an Durchmesser abgenommen hat. Wenn nun allmählich nach mehrmaligem Wechsel das Haar zu einem feinen Lanugohärchen geworden ist, so bleibt einmal der Wiederersatz aus und der Balg verödet. Solche Bälge findet man häufig, am meisten bei Kindern der ersten Lebensjahre. Sie sind ganz kurz und schmal, zeigen an den Seiten Längsfalten und Ausbuchtungen, haben kein Lumen oder höchstens oben eine kurze trichterförmige Einsenkung, eine kleine Papille und einen deutlichen Haarstengel.

Fassen wir noch einmal kurz zusammen, welche Veränderungen sich im Kolbenhaar bei einer Störung des Haarwechsels abspielen, so bietet sich folgender Verlauf dar. Nach der Trennung des Haares von der Papille erreicht der zurückbleibende Strang eine bedeutende Länge dadurch, dass der Kolben schneller emporgetrieben wird als die Papille. In diesem Strang zeigen sich deutliche Anzeichen von Atrophie, die noch schärfer werden, wenn auch die Papille emporsteigt. Erst bei einem hohen Stande der letzteren weicht die Atrophie einer immer tiefer greifenden Regeneration, die erst vollendet ist, wenn die Papille nur noch um $^1/_4$ der ursprünglichen Tiefe von der Oberfläche entfernt ist. Das nun entstehende Haar ist schwächer als sein Vorgänger.

Vergleichen wir diese Schilderung mit der Beschreibung, welche Garcia über den Haarwechsel beim Fötus und Neugeborenen gibt, so wird eine auffallende Uebereinstimmung, die nur auf den letzten Satz nicht zutrifft, auffallen. Denn, wie wir oben gesehen, auch Garcia erwähnt das Entstehen jener langen Stränge im Anfangsstadium, spricht dann von einer Atrophie in denselben, die mit dem Ansteigen der Papille beginnt und immer weiter fortschreitet, um, wenn die Papille die untere Grenze der produktiven Region erreicht hat, einer immer mehr zunehmenden Regeneration Platz zu machen. So merkwürdig nun auch diese Uebereinstimmung des Haarwiederersatzes bei Fötus und Neugeborenen einerseits und Störung des Haarwechsels andererseits erscheint, so erklärlich ist sie auch. Handelt es sich doch genau genommen um dieselben Bedingungen. Es war oben darauf aufmerksam gemacht worden, dass wir die betreffenden Veränderungen im Kolbenhaar immer dann finden, wenn der

definitive Ausfall eines Haares innerhalb einer abnorm kurzen Zeit zu erwarten ist.

Das ist aber auch beim Fötus und Kinde der Fall, indem ein grosser Theil der im Fötalleben gebildeten Bälge nach der Geburt verödet, wie man aus dem reichlichen Vorkommen der oben beschriebenen leeren Bälge ersehen kann. Es können auch unmöglich alle im Anfang angelegten Haare (oft über 800 pro qmm.) bestehen bleiben, um so mehr, da noch nach den Beobachtungen Waldeyers u. A. im Kindesalter neue Haare gebildet werden.

Nur bleibt es auffällig, dass bei dem zuerst von Waldeyer festgestellten Wechsel des „Kinderhaares" dieselben Erscheinungen am Kolbenhaar vor dem Beginn der Haaranlage auftreten und zwar auch bei den stärkeren Haaren Gesunder. Auch bei älteren Kindern (5—8 J.) tritt die Regeneration des Stranges erst bei hohem Stand der Papille ein. Es scheint, als ob auch stärkere Haare im Kindesalter ganz verloren gehen können. Wenigstens deutet eins darauf hin, dass der junge Nachwuchs zuweilen schwächer ist als das alte Haar, nämlich der Haarstengel. Während derselbe bei normalem Haarwechsel älterer Personen ungemein reich an Gefässen, und sehr breit ist, muss zuweilen bei Kindern, fast immer bei geschwächtem Haarwuchs Erwachsener, in ihm eine Atrophie aufgetreten sein. Solche Stränge sind sehr dünn, enthalten höchstens im oberen Abschnitte einige Gefässe, bestehen im unteren Abschnitt dagegen nur aus festem Bindegewebe. Man kann dies als einen neuen Beweis für das lange Bestehen der Kolbenhaare ansehen.

Ein einheitliches Schema für den Haarwechsel darf man also nicht aufstellen, und es ist als ein Fehlgriff anzusehen, wenn aus der Beobachtung einer einzelnen Form von Haarwiederersatz eine allgemeingültige Regel gegeben wird. Nur von einigen Punkten darf dieses geschehen, einmal vom Wiederersatz im alten Balge und dann von der Anlegung des Ersatzhaares beim höchsten Stand der Papille, nicht nach Entsendung eines Fortsatzes nach embryonalem Muster. Der ersten Regel scheint allerdings das Beispiel der Cilien zu widersprechen,

wo vom Kolbenlager aus Fortsätze nach der Seite entsendet werden, in denen junge Haare entstehen. Allein das ist ja kein Wiederersatz, sondern nur eine Neubildung, da, wie Fig. 12d zeigt, auch der alte Epithelstrang wieder ein Haar bildet.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV und XXV.

Haarwiederersatz bei starken Kopfhaaren. (*K* = Kolben, *Kl* = Kolbenlager, *S* = Strang, *P* = Papille, *Hs* = Haarstengel, *Bl* = bindegeweb. Balg-Längsschicht, *Br* = dto. Ringfaserschicht, *G* = Glashaut, *Pi* = Pigment, *PK* = Perlkorn.

Fig. 1. Entwicklungsstadien eines Kolbenhaares: a unmittelbar nach der Trennung; b langer Epithelstrang; c, d, e Regeneration desselben (aussen dunkel gezeichnet die Cylinderzellenschicht), bei *e* Vollendung der Regeneration und Absetzung gegen das Kolbenlager, f erste Haaranlage, g fertiges junges Haar.

Fig. 2. Ein langer Epithelstrang. a längs verlaufende Spindelzellen.

Fig. 3. Querschnitt eines solchen.

Fig. 4. Regeneration des Stranges. a Spindelzellen.

Fig. 5. Vollendete Regeneration, Absetzung vom Kolben.

Fig. 6. Querschnitt eines Stranges während der Regeneration.

Fig. 7. Haaranlage mit Fortsatz von Spindelzellen (*f*).

Fig. 8. dto., bei einer Cilie: a Spindelzellen, b Anlage der Henle'schen Schicht, c der Huxley'schen.

Haarwiederersatz bei Cilien.

Fig. 9. a Beginn der Trennung, b Beginn, c Vollendung der Regeneration im Strang, d Haaranlage.

Fig. 10. Epithelstrang gleich nach der Trennung: a Cylinderzellenschicht der äusseren Wurzelscheide; b Matrix von Haar und innerer Wurzelscheide.

Fig. 11. Cilie. Stadium entsprechend Fig. 9 b, im oberen Abschnitt Cylinderzellen, die unten allmählich in die anderen Epithelien übergehen.

Fig. 12. Haarneubildung bei Cilien. a von einem Papillenhaar aus; b 2 Fortsätze, von dem Kolbenlager eines Kolbenhaares; c von einem jungen Ersatzhaar; d dto. aus 4 Schnitten kombinirt, da das neue Härchen in der Richtung von oben nach unten verlief.

Haarwiederersatz bei geschwächten Haaren.

Fig. 13. Veränderungen am Kolbenhaar vor Beginn der Haaranlage. a Kolbenhaar mit langem, b mit kurzem atrophischen Strang, c Regeneration des Stranges. Atrophie des Haarstengels.

Fig. 14 = Fig. 13 a. Aus der Haut einer an Leukämie gestorbenen 31jähr. Frau (cf. normale Form in Fig. 2), Perlkornbildung.
Fig. 15 = Fig. 13 b. Aus der Haut eines 16jähr. Phthisikers (cf. normale Form in Fig. 4).
Fig. 16. Perlkorn im Strang neben der Papille.
Fig. 17, 18, 19. Schema der verschiedenen Formen von Haarwiederersatz. Fig. 17 bei starken Kopfhaaren: Auftreten der langen Stränge ohne Cylinderepithel (punktirt). Das später auftretende Cylinderepithel ist durch die Linie (c) markirt. Fig. 18 bei Cilien und allen feineren Haaren: Fehlen der langen punktirten Stränge. Geringe Höhe der Kurven. Fig. 19 bei Schwächung des Haarwechsels. Sehr hohe Kurve. Beginn der wieder durch die Linie angedeuteten Regeneration bei hohem Papillenstand. Schwäche und geringe Tiefe des Ersatzhaares.

Ueber die Structur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen.

Ein Beitrag zur Kenntniss vom feineren Bau des Zellkerns.

Von

Prof. **E. Korschelt** in Marburg i. H.

Hierzu Tafel XXVI, XXVII und XXVIII.

Die nachfolgenden Mittheilungen beziehen sich der Hauptsache nach auf jenen Bestandtheil des Zellkerns, den man gewöhnlich als Kernsaft zu bezeichnen pflegt. Nachdem bereits durch frühere Arbeiten, so durch diejenigen von Flemming und Carnoy, zwischen den geformten und chromatischen Theilen des Kernes eine von diesen abweichend und mit den gleichen Mitteln nur schwach oder überhaupt nicht färbbare Substanz von feinfädiger oder körniger Beschaffenheit nachgewiesen wurde, hat man in neuester Zeit diesen bisher ziemlich vernachlässigten Bestandtheilen des Zellkerns eine grössere Aufmerksamkeit geschenkt. Dies tritt vor Allem in den neueren Arbeiten von M. Heidenhain und Reinke hervor, welche Forscher durch besondere Färbungsmethoden die von ihnen mit

eigenen Namen belegten Substanzen (das Lanthanin bzw. Oxychromatin Heidenhain's und das Oedematin Reinke's) in Form feinster Körnchen zur Darstellung brachten. Durch Altmann's bekannte und vielumstrittene Untersuchungen weiss man ebenfalls schon seit Längerem von ähnlichen Kernstructuren. Immer sind jedoch Zweifel laut geworden und solche werden auch heute noch geäussert, ob nicht die im Kernraum bemerkbare feine Körnelung möglicher Weise ein Kunstprodukt sein könne, hervorgerufen durch die Einwirkung der angewandten Reagentien auf die flüssigen Bestandtheile des Kernes, d. h. eben den sog. Kernsaft. Vor Kurzem erst machte A. Fischer auf die Thatsache aufmerksam, dass die besonders bevorzugten sauren Fixirungsmittel gewisse Eiweisskörper in Form feiner Körnchen zur Ausfällung bringen. Die Körnchen zeigen auch in ihrem Färbungsvermögen eine grosse Uebereinstimmung mit den Granulis, wie man sie besonders durch Altmann's Untersuchungen aus dem Protoplasma und Zellkern kennt. Fischer, der sich bemüht hat, die Wirkung der als Fixirungsmittel gebräuchlichsten Reagentien auf verschiedene Eiweisskörper festzustellen, hält es nicht für unwahrscheinlich, dass die als besondere Bestandtheile der Zelle beschriebenen Granula vielfach nur durch den Einfluss der angewandten Reagentien auf das Protoplasma entstanden seien. Daher warnt er davor, in jedem Körnchen und Kügelchen ein besonderes Organ der Zelle zu sehen und weist von Neuem darauf hin, bei Studien über den feineren Bau des Protoplasmas und der Kerne den lebenden Zellen wieder eine grössere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Aehnlich muss man eine Aeusserung Flemming's[1]) auffassen, welche dieser bei Besprechung der von Heidenhain und Reinke erhaltenen Resultate über die Structur des sog. Kernsaftes macht. Er nimmt zwar das wirkliche Vorhandensein der betreffenden Structuren als wahrscheinlich an, meint aber immerhin, dass eine gewisse Vorsicht geboten sei, so lange die betreffenden Dinge nur durch Reagentien sichtbar gemacht werden können und ganz zwingende Schlüsse für ihre Annahme nicht vorliegen. Bei einer späteren Gelegenheit spricht er aus, dass trotz der Befunde der oben genannten Autoren, welche auf das

1) 1894 in dem Bericht über die „Zelle" (Nr. 13), pag. 91 und später Nr. 14, pag. 165.

Vorhandensein einer Structur und die Präexistenz von Körnchen in der Grundmasse des Kerns hinweisen, es bisher wohl nicht zu entscheiden sei, was in den Reagentien- und Färbungsbildern dieser Substanz in natura geformt war und was vielleicht erst durch die Behandlung erzugt ist.

Objecte, welche thatsächlich ein Studium der genannten Structuren im Leben gestatten, sind die sehr umfangreichen Zellkerne in den Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen. Ich beschrieb den Bau dieser Kerne in einer früheren Arbeit und machte darauf aufmerksam, dass zwischen den gewöhnlich als Chromatinnetz bezeichneten gröberen geformten Theilen noch deren weit feinere in Form kleinster Körnchen vorhanden seien[1]). Diese Körnchen sind ganz ausserordentlich zahlreich und können den bei weitem grösseren Bestandtheil des Kernes bilden. Es hängt dies übrigens wesentlich von der Beschaffenheit des Chromatins ab, welches in den Kernen der Spinndrüsen insofern ein verschiedenartiges Verhalten zeigt, als es bei den einzelnen Kernen in grösserer oder geringerer Menge vorhanden ist.

Meine früheren Beobachtungen wurden vor Allem am lebenden Object angestellt, doch konnte ich sie bereits damals an Schnitten durch die Spinndrüsen verschiedener Raupen (Pieris brassicae, Vanessa urticae, Orgyia antiqua, Gastropacha rubi) bestätigen, ohne dass ich allerdings die feinere Structur des Kernes durch geeignete Conservirungs- und Färbungsmethoden zu besonders klarer Darstellung brachte. Ich legte damals keinen besonderen Nachdruck auf diese Verhältnisse, da es mir bei jenen Untersuchungen wesentlich auf andere Punkte ankam. Immerhin möchte ich jetzt, da man den betreffenden Structuren des Kernes grössere Bedeutung beilegt, auch auf diese älteren Beobachtungen hinweisen. Ich selbst bin dadurch wieder auf dieselben zurückgekommen, dass ich bei der Untersuchung der Eireifung von *Ophryotrocha* im Keimbläschen dieses Anneliden ausser den sehr wenig umfangreichen Chromosomen eine feinfädige und feinkörnige Substanz fand, welche sich mit Hämatoxylin zwar bei weitem nicht so stark wie der Kernfaden oder die Chromosomen, aber immerhin doch ganz beträchtlich färbt. Ich habe dieser Kernsubstanz bei den genannten Untersuchungen einige Aufmerk-

1) Morphologie und Physiologie des Zellkerns, pag. 81 ff.

samkeit geschenkt und sie auch in mehreren Figuren zur Darstellung gebracht[1]). Wie erwähnt zeigt die Substanz eine feinfädige und feinkörnige Beschaffenheit, doch ballen sich diese feineren Theile auch zu rundlichen Gebilden oder legen sich zu längeren Fäden zusammen, so dass man in einzelnen Fällen den Eindruck gewinnt, als ob man es mit chromatischen Bestandtheilen des Kerns zu thun habe, die jedoch der Färbbarkeit entbehren. Die sog. achromatische geformte Substanz tritt, wie jene frühere Darstellung zeigt, im Keimbläschen von *Ophryotrocha* in grosser Menge auf. Aehnliches wird auch in den Keimbläschen anderer Thiere gefunden. Ich wies z. B. auf eine Abbildung hin, welche Boveri vom Keimbläschen des *Echinus microtuberculatus* gibt[2]). Dort ist ebenfalls das Keimbläschen von einer Art Gerüstwerk dicht erfüllt, in welches die kleinen Chromosomen eingelagert sind.

Bei dem Anblick, welchen die das Keimbläschen grossentheils erfüllende „achromatische Substanz" bei *Ophryotrocha* bietet, liegt die Vermuthung sehr nahe, es möge sich um das durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufene Gerinnungsproduct einer flüssigen Substanz (also des sog. Kernsaftes) handeln. Da es infolge der Undurchsichtigkeit der Eier von *Ophryotrocha* nicht möglich ist, das Keimbläschen im Leben zu studiren, so kam ich auf das früher untersuchte Object zurück, bei welchem ich ausser den chromatischen noch feinere Structuren im Kern beobachtet hatte[3]). Es war mein Bestreben, die früher an den frischen Spinndrüsen angestellten und neuerdings wiederholten Beobachtungen durch Untersuchungen an geeignet conser-

1) Fig. 71—78 Taf. XXIX und Fig. 79—87 Taf. XXX Nr. 20.

2) Nr. 4 Heft 3, Fig. 40.

3) Ausdrücklich bemerken möchte ich dabei, dass ich durchaus nicht ohne Weiteres die im Keimbläschen von *Ophryotrocha* ausser dem Chromatin vorhandene schwach färbbare Substanz mit der feinen Körnelung in den Kernen der Spinndrüsen für gleichwerthig erklären möchte. Die beiden Kernarten haben sehr verschiedene Functionen. Das Keimbläschen ist im Begriff, sich zur Bildung der Richtungsspindel vorzubereiten, jene anderen Kerne aber haben die Fähigkeit der mitotischen Theilung längst verloren und stehen wahrscheinlich nur noch zur secretorischen Thätigkeit der Zelle in Beziehung. Dementsprechend wird auch die Structur beider Kernarten eine differente sein.

virtem und gefärbtem Material zu controliren, um mit möglichster Sicherheit festzustellen, ob der im Leben beobachteten feinen Körnelung im fixirten Zustande eine ähnliche Structur entspräche, wie sie von den oben genannten Forschern an verschiedenartigen Zellkernen beobachtet wurde.

I. Untersuchungen am lebenden Object.

Die Beobachtungen wurden hauptsächtlich an Spinndrüsen der Raupen von Pieris brassicae in verschiedenen Altersstadien angestellt, doch dienten ausserdem als Untersuchungsobject die Raupen von Pieris rapae, Mamestra brassicae Gastropacha rubi und Spilosoma fuliginosa. Diese Auswahl war eine mehr zufällige und bedingt durch die späte Jahreszeit, in welcher die Untersuchung vorgenommen wurde, doch zeigen die Beobachtungen an conservirtem Material, welche sich noch auf einige weitere Arten erstreckten (Vanessa urticae, Papilio machaon, Sphinx euphorbiae, Phalera bucephala, Orgyia antiqua, Acromyeta psi, Mamestra pisi), dass sich die verschiedenen Schmetterlingsraupen bezüglich der hier in Betracht kommenden Punkte allem Anschein nach ziemlich übereinstimmend verhalten.

Angestellt wurden die Beobachtungen auf die Weise, dass die lebenden Raupen am Rücken geöffnet, die Spinndrüsen möglichst rasch herausgenommen und unter das Mikroskop gebracht wurden, um hier in physiologischer Kochsalzlösung untersucht zu werden. Veränderungen der Kern- und Zellstructur treten erst ziemlich spät auf, wenn die Flüssigkeit die Drüse durchtränkt. Einstweilen darf man die letztere als lebend ansehen, um so mehr, als sie noch einige Zeit nach der Herausnahme auf dem Objectträger Windungen ausführt.

Die Beobachtung am lebenden Object wird vielfach dadurch erschwert, dass die Drüsen zum Theil fast undurchsichtig sind. Es richtet sich dies jedenfalls nach den verschiedenen Secretionszuständen der Drüse, denn auch junge oder ganz dünne Drüsen sind unter Umständen der Beobachtung kaum zugänglich, während man oft noch an ziemlich dicken Drüsenschläuchen die Structur der Kerne selbst bei recht starken Vergrösserungen

deutlich erkennen kann[1]). Auch in verschiedenen Parthien einund derselben Drüse verhält sich diese zuweilen abweichend, indem ein Theil ganz undurchsichtig, ein anderer dagegen sehr durchsichtig ist.

Es ist selbstverständlich, dass die Beobachtungen am lebenden Object nur so lange Giltigkeit beanspruchen dürfen, als die Kerne sich im Vergleich mit dem ersten Augenblick der Untersuchung unverändert zeigen, und dass sie abgebrochen werden müssen, ehe die Absterbungserscheinungen wie Schrumpfung des Kernes oder ein starkes Verblassen seiner Structur eintreten, welches letztere jedenfalls auf die Durchtränkung der Zellen mit der Salzlösung zurückzuführen ist. Gelegentlich meiner früheren Untersuchungen verwandte ich zuweilen Essigsäure, um die Kerne besser hervortreten zu lassen, obwohl ich auch damals schon die Untersuchung am frischen Object bevorzugte, wie die Tafelerklärung jener Arbeit erkennen lässt. Bei den vorliegenden Untersuchungen verzichtete ich gänzlich auf die Anwendung von Reagentien, um die Kerne an dem nicht gehärteten Object deutlich zu machen und verwandte nur solche Drüsen zur Beobach-

1) Für diejenigen Leser, welche mit der Insektenanatomie weniger vertraut sind, sei hier bemerkt, dass die in der Zweizahl vorhandenen Spinndrüsen der Raupen einen den Körper an Länge oft übertreffenden und daher mehrfach eingeknickten Schlauch darstellen, welcher sich an seinem Vorderende zu dem langen und dünnen Ausführungsgang verjüngt. Auch der hintere Abschnitt der Drüsen verjüngt sich stark, so dass der Drüsenschlauch in seinem mittleren und vorderen Theil die grösste Dicke erreicht; gegen den Ausführungsgang kann er sich ziemlich scharf absetzen. Das Drüsenepithel, welches gegen das Lumen von einer starken Intima begrenzt wird, besteht aus sehr grossen polygonalen Zellen. Auch die Kerne sind sehr umfangreich und stark verzweigt. Mit ihren Aesten erstrecken sie sich durch die ganze Zelle. Oft schnüren sich einzelne Aeste so stark ein, dass sie völlig die Verbindung mit dem übrigen Kern verlieren und auf diese Weise eine Art Fragmentation des Kernes zu Stande kommt. Die Kerne der Spinndrüsen stellen somit einen ausgezeichneten Typus verzweigter Zellkerne dar und bilden ein besonders geeignetes Object zur Demonstration derselben. Einige solche minder stark verzweigte Kerne finden sich in den Figg. 157, 167, 171—174 meiner früheren Arbeit abgebildet und Theile der Kerne stellen die Figg. 4—6 (Taf. XXVI), 14, 25, 26 (Taf. XXVII) der vorliegenden Arbeit dar. Eine eingehende Darstellung vom Bau der Spinndrüsen der Lepidopteren findet sich bei Helm und in den späteren Arbeiten von Gilson.

tung, welche die Structur der Kerne ohne jede besondere Behandlung erkennen liessen.

Durch meine früheren Beobachtungen an den Spinnendrüsen der Raupen hatte ich festgestellt, dass ihren Kernen eine sehr verschiedenartige Structur zukommt und zwar gilt dies für die Drüsen ein- und derselben Species. Nicht nur in verschiedenen Altersstufen, sondern auch bei Raupen von ungefähr gleichem Alter, ja sogar in einzelnen Parthien ein- und desselben Drüsenschlauchs kann die Structur der Kerne eine abweichende sein. Ich suchte dies damit zu erklären, dass die betreffenden Drüsen oder Drüsentheile sich in einem verschiedenen Zustande ihrer secretorischen Thätigkeit befänden und dass sich dies auch in der Beschaffenheit ihrer Kerne ausspräche, von welchen letzteren ich es in jener Arbeit wahrscheinlich machte, dass sie bei der abscheidenden Thätigkeit der Zelle in irgend einer Weise betheiligt seien. Obwohl die Structur der Kerne bei den verschiedenen Raupen im Ganzen eine recht übereinstimmende ist, fand ich sie doch im Einzelnen sehr different, wie jene frühere Darstellung beweist. Es lässt sich dies kaum anders erklären, als dass den verschiedenen Thätigkeitszuständen der Zellen auch eine differente Structur der Kerne entspricht. Damals beobachtete ich bei der Untersuchung eines recht reichlichen Materials sehr differente Structuren der Kerne. Ich fand solche, die von einem groben aus Fäden und grösseren oder kleineren Knotenpunkten gebildeten Gerüstwerk mit dazwischen gelagerter feiner Körnelung erfüllt waren[1]); bei anderen Kernen überwog das grobe Gerüst ganz bedeutend, während es wieder bei anderen zurücktrat und dafür der Kern fast ganz oder völlig von einem feinsten Gerüstwerk erfüllt schien. In noch anderen Fällen machte sich eine faserige Anordnung des Gerüstwerks geltend, die bei manchen

1) Die feinen Körnchen, welche im Kern vertheilt sind, sich aber auch im Chromatingerüst selbst finden können, werde ich als Mikrosomen bezeichnen, welcher Ausdruck gelegentlich auch von anderen Autoren für sie angewendet wird. Nun ist es aber erwünscht, auch für die grösseren, chromatischen Elemente, die man vielfach als Knotenpunkte eines Netzwerks auffasst, eine passendere Bezeichnung zu haben und ich möchte sie gegenüber den Mikrosomen als Makrosomen ansprechen, welcher Name mir im Hinblick auf die Chromosomen des in Theilung begriffenen Kerns nicht ungeeignet erscheint. Die Nucleolen würden von dieser Benennung ausgeschlossen sein.

Kernen allein vorhanden war. Es lag diesmal nicht in meiner Absicht, diesen Verhältnissen zu folgen, obwohl sie bei Anwendung der geeigneten technischen Hilfsmittel eine reiche Ausbeute versprachen, sondern ich richtete mein Augenwerk auf jene bestimmte Structur des Kernes, bei welcher ich ausser einem gröberen noch ein feineres Gerüstwerk im Kern bemerkte. Da jedoch fast niemals die Structur der Kerne zweier Drüsen völlig übereinstimmt, so werde ich auch auf jene früher behandelte Differenzen der Kernstructur etwas näher einzugehen haben.

1. Pieris brassicae.

Wie schon erwähnt, bezieht sich der grössere Theil meiner Beobachtungen auf die Spinndrüsen von *Pieris brassicae*. Ich legte besonderen Werth darauf, die Differenzen im Bau der Kerne bei ein- und derselben Species darzustellen, weshalb auch für die Abbildungen mit geringen Ausnahmen Kerne der genannten Form gewählt wurden. Es wird weiter unten gezeigt werden, dass sich die Kerne der Spinndrüsen anderer Arten mit diesen sehr übereinstimmend verhalten. Die Beobachtungen wurden grösstentheils an ziemlich ausgewachsenen Raupen angestellt.

Der am häufigsten beobachtete Bau der Kerne besteht in einem gröberen Gerüstwerk, zwischen welches sich eine grosse Menge feinster Körnchen einlagert, etwa in der Weise wie dies durch die Fig. 2 (Taf. XXVI) dargestellt wird. Diese Figur zeigt das blinde (wie in häufigen Fällen) etwas angeschwollene Ende einer Verzweigung des Kernes. Sowohl die gröberen, wie auch die feineren Theile des Gerüstwerks erscheinen etwas stärker lichtbrechend als die übrigen Parthien des Kerns. In den nach dem Leben gezeichneten Figuren sind sie dunkel gehalten. Man erkennt Makrosomen von rundlicher und unregelmässiger, fast drei- oder viereckiger Gestalt. Ihre Grösse ist bei manchen Kernen ziemlich gleich, bei anderen jedoch recht verschieden. Zwischen ihnen und von ihren zugespitzten Enden ausgehend sieht man feinere oder gröbere Fasern verlaufen (Fig. 2). Diese Fäden treten zuweilen sehr zurück, so dass man nur wenige von ihnen oder in einzelnen Theilen des Kernes überhaupt keine mehr, sondern nur die Makrosomen ähnlich wie Körner in die feine Granulirung des Kernes eingelagert findet. Fig. 1 stellt das gegabelte Ende eines Kernastes dar, welches

sich derartig verhält. Der obere Ast lässt noch einige Fasern erkennen, die im unteren Ast fast völlig fehlen. In anderen Theilen des Kernes ist gar nichts mehr von ihnen zu sehen.

Während die Fäden des Gerüstwerks in manchen Fällen stark oder sogar völlig zurücktreten, findet man sie in anderen Kernen besonders deutlich ausgebildet. Fig. 3 zeigt das blinde Ende eines Kernastes, in welchem die Makrosomen spindelförmig ausgezogen erscheinen und ihre beiden Enden sich in Fäden fortsetzen. In diesem Kern war stellenweise ein ziemlich dichtes Geflecht von derartigen Fäden vorhanden, während einzelne Parthien ziemlich frei davon erschienen, so dass an ihnen die Körnelung besonders deutlich zu erkennen war, während sie naturgemäss in jenen anderen Theilen zurücktrat. Schon in dem nur sehr kleinen durch Fig. 3 dargestellten Theil eines Kernes ist Aehnliches zu sehen, doch würde es erst in Abbildungen von grösseren Parthien der Kerne, die ich hier wiederzugeben vermied, deutlicher hervortreten.

In manchen Kernen überwiegt die fädige Structur ungemein. Die Fäden treten stark hervor; die Makrosomen werden zum grossen Theil spindelförmig (Fig. 4 und 5); wenigstens gilt dies für diejenigen Parthien des Kernes, wo sich die Fasern in Längszügen vorfinden. Derartig gebaute Kerne kann unter Umständen die ganze Drüse aufweisen oder sie finden sich nur in einzelnen Theilen derselben. Die Kerne brauchen nun aber durchaus nicht in ihrer ganzen Erstreckung dieses Verhalten zu zeigen. Einzelne Parthien, besonders die blinden Enden können sich insofern anders verhalten, als in ihnen die Kerne den gewöhnlichen Bau zeigen, wie er vorher besprochen wurde (Fig. 2). Fig. 4 lässt übrigens Aehnliches erkennen, indem das obere der nach links gelegenen Enden eine Vertheilung des Chromatins zeigt, welche ungefähr derjenigen der Fig. 1 entspricht, während im unteren Ast die fädige Structur gegen das blinde Ende in diejenige der Fig. 2 übergeht. Auch der in Fig. 5 abgebildete in höchst ausgesprochener Weise fädig structurirte Kern zeigte nach den Enden zu eine mehr körnige Structur. Dies spricht sich bereits an dem oberen übrigens nicht bis zu Ende gezeichneten Ast nach links hin aus. Das Gerüstwerk wird hier sogar ein weit zarteres, wie die nach einem anderen Kern derselben Drüse gezeichnete Fig. 7 erkennen lässt. Während

das Gerüstwerk gegen das blinde Ende hin dichter und feiner wird, erscheint es in der entgegengesetzten Richtung gröber und mehr gelockert. Es setzt sich hier allmählich in die Faserzüge des Kernes fort (Fig. 5). Fig. 10 stellt das blinde Ende eines Kernastes aus einer anderen Drüse dar, welches ganz ähnliche Verhältnisse aufwies, nur dass hier die ziemlich dichte und sehr deutlich ausgeprägte Längsfaserung fast unvermittelt in das dichtere Gerüstwerk des blinden Endes überging. Letzteres zeigte eine Structur, wie sie bereits weiter oben von einem anderen Kern geschildert wurde (Fig. 3), bei dem sie allerdings etwas gröber war.

Die Vertheilung der so different gebauten Kerne auf die Drüsen ist eine sehr verschiedene. Zuweilen findet man in einem Drüsenschlauch alle Kerne aus einem gröberen Chromatingerüste mit zwischengelagerten feinen Körnchen bestehend (Fig. 2) oder es treten neben solchen Kernen andere auf, die eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene streifige Structur zeigen (Fig. 4 und 5). In anderen Drüsen weisen sämmtliche Kerne die fasrige Structur auf. Diese kann in solchen Fällen ganz besonders stark hervortreten. Die sehr umfangreichen Makrosomen rücken weit auseinander und zwischen ihnen prägen sich sehr deutlich die Fäden aus (Fig. 6). Die Structur solcher Kerne erscheint gegenüber anderen Kernen (Fig. 2, 3, 7, 10) ganz besonders grob. Ich möchte hierbei erwähnen, dass sämmtliche Figuren der Tafel XXVI bei derselben Vergrösserung entworfen wurden; allerdings vermied ich bei dem frischen Object die Anwendung des Zeichenapparates, um die Beobachtung und Zeichnung mit möglichster Schnelligkeit ausführen zu können. Trotzdem traf ich so ziemlich die richtigen Grössenverhältnisse, wovon ich mich bei der probeweisen Ausführung einer Reihe von Kernen mit dem Apparat überzeugte. Die Figuren können also auch bezüglich der Grösse der Stucturelemente als ungefähr maassgebend angesehen werden und lassen somit die Verschiedenheiten in der Structur recht klar hervortreten.

Auch bei den zuletzt erwähnten Kernen mit einem besonders groben Gerüstwerk ist die feine Körnelung vertreten, ja sie wird sogar hier besonders deutlich, weil die Makrosomen weiter aus einander liegen (Fig. 6). In der Drüse, nach welcher Fig. 6 gezeichnet wurde, zeigten die meisten Kerne eine sehr grobe

Structur, doch waren auch solche vorhanden, welche ungefähr den Figuren 4 und 5 entsprechen würden. Was diese letzteren sowie auch Fig. 10 betrifft, so enthielten die betreffenden Drüsenschläuche ausser ihnen sogar ziemlich fein structurirte Kerne, bei denen der ganze Bau sich etwa mit dem in Fig. 7 dargestellten vergleichen liesse. Uebrigens kann die Structur der Kerne eine noch zartere sein. So fand ich in manchen Kernen die Knotenpunkte des Gerüstwerks bedeutend kleiner geworden und sehr dicht gelagert, so dass einer sich eng an den anderen drängte und die Fäden fast ganz verschwanden (Fig. 9). Trotzdem war auch hier zwischen ihnen noch die feine Körnelung deutlich wahrzunehmen. Man kann übrigens bei der Beobachtung verschiedener Spinndrüsen von *Pieris brassicae* und anderen Raupen alle Uebergänge von einem solchen groben Bau, wie er etwa in Fig. 6 dargestellt ist, bis zu der feinen Structur der Fig. 9 verfolgen. Und dies geht noch weiter. Schon bei meinen früheren Beobachtungen über die Kerne der Spinndrüsen fand ich, dass sie zuweilen nur eine feine Körnelung und überhaupt kein gröberes Gerüstwerk enthielten. Dies konnte ich auch jetzt wieder bestätigen. Bei einer erwachsenen Raupe zeigten die Kerne einen insofern von dem häufigeren Verhalten abweichenden Bau, als die Makrosomen klein und unregelmässig geformt erschienen und Fäden zwischen ihnen überhaupt nicht mehr bemerkt werden konnten (Fig. 11). Infolge dieses Verhaltens verlor sich das Gerüstwerk in die Körnelung und beide waren an manchen Stellen kaum mehr auseinander zu halten. Derartig gebaute Kerne bildeten in jener Drüse die Mehrzahl. In anderen Drüsen fand ich schliesslich Kerne, welche nur mit einer sehr feinen Körnelung erfüllt waren (Fig. 8). Die Mikrosomen lagen dicht aneinander; von einem gröberen Gerüstwerk war keine Spur vorhanden. Derartige Kerne zeigen einen matteren Ton. Die Figur 8 ist nach einer Drüse gezeichnet, welche allein solche fein granulirte Kerne enthielt. Andererseits findet man auch Drüsen, bei welchen zwar die bei weitem grössere Zahl der Kerne einen solchen Bau besitzt, aber ausser ihnen auch einzelne Kerne vorkommen, in deren feinkörnigem Inhalt hier und da vertheilte Makrosomen zu erkennen sind. So beobachtete ich in den Spinndrüsen einer erwachsenen Raupe, dass die

meisten der stark verzweigten Kerne sich von einer sehr feinen Granulirung erfüllt zeigten, während ausserdem Kerne mit mehr oder weniger ausgebildetem Gerüstwerk vorhanden waren. Das letztere besass in den einzelnen Kernen eine Beschaffenheit, wie sie in den Fig. 9 und 7 dargestellt ist; ja es kamen sogar Kerne von fasriger Structur, ungefähr der Abbildung Fig. 10 entsprechend, vor. In einer anderen Drüse fand ich neben ganz feinkörnig gebauten Kernen solche mit Structuren, die etwa den Fig. 1 und 2 entsprachen, doch waren ausserdem Kerne mit sehr ausgesprochen fädiger Structur vorhanden, ungefähr von der Beschaffenheit des in Fig. 5 abgebildeten Kernes. Zumeist scheinen die so different gebauten Kerne auf verschiedene Parthien des Drüsenschlauchs vertheilt zu sein, doch ist dieses nicht regelmässig der Fall, sondern man kann auch Kerne mit recht verschiedenartigem Bau ziemlich dicht nebeneinander antreffen.

Weiter oben wurde bereits gezeigt, dass in verschiedenen Parthien des verzweigten Kernes die Structur eine differente sein kann und so findet man in einzelnen Aesten der Kerne, die im Uebrigen ein gröberes Gerüstwerk besitzen, nur die feine Körnelung. Man erhält ähnliche Bilder, wie eines weiter unten von *Pieris brassicae* beschrieben werden soll (Fig. 13) und wie ich sie bei meinen früheren Untersuchungen auffand (Fig. 165 und 170 Nr. 19). Das gröbere Gerüstwerk kann ganz allmählich, aber auch ziemlich unvermittelt in die feine Körnelung übergehen, welche einen solchen Endast ganz allein ausfüllt. Ich brauche nach dem Vorausgehenden übrigens kaum zu bemerken, dass sie auch in dem übrigen Kern zwischen den gröberen Theilen vorhanden ist. Hier und da sieht man noch vereinzelte Knotenpunkte in der feinen Körnelung der betreffenden Endäste auftreten.

Zusammenfassend ist über die Beobachtungen an *Pieris brassicae* zu bemerken, dass bei dieser Form alle die verschiedenartigen Kernstructuren aufgefunden wurden, welche bei den übrigen noch zu besprechenden Raupen zur Beobachtung gelangten, woraus hervorgeht, dass die betreffenden Bauarten der Kerne nicht spezifische Unterschiede der Drüsen bei verschiedenen Raupen, sondern vielmehr nur differente Zustände der Kerne in den Spinndrüsen ein- und derselben Species darstellen.

2. Beobachtungen an einigen anderen Raupen.

1. *Pieris rapae.* Von dieser Form untersuchte ich eine Anzahl noch sehr junger Raupen. Bei einer derselben fand ich die Kerne erfüllt von einem ziemlich zarten und dichten Gerüstwerk ungefähr von der Beschaffenheit, wie es Fig. 7 in der nach links gelegenen Parthie (von *Pieris brassicae*) zeigt. Zwischen Fasern und Makrosomen war die feine Körnelung auch hier bemerkbar. Bei einer anderen ebenfalls noch sehr jungen Raupe zeigten die erst wenig verzweigten Kerne ein chromatisches Gerüstwerk ähnlich dem in Fig. 9 dargestellten, doch trat das Fadenwerk gegen die Makrosomen etwas stärker hervor, so dass man mehr den Eindruck eines Netzwerks gewann. Die Structur dieser Kerne lag etwa zwischen der von Fig. 9 und Fig. 7 in der Mitte. Die Körnelung liess sich auch hier wahrnehmen, trat jedoch infolge des dichteren Gerüstwerks naturgemäss mehr zurück. Derartig structurirt erschienen die in dem vorderen Theile der Drüse gelegenen Kerne. In den mehr nach hinten liegenden stärker verzweigten Kernen war das Gerüstwerk gröber, die Makrosomen rückten weiter auseinander und die feine Körnelung trat infolge dessen besser hervor. Die gegen das hintere Ende der Drüse zu gelegenen Kerne zeigten sogar ein recht grobes Gerüstwerk. Man bemerkte grosse, unregelmässig geformte Makrosomen, die nicht sehr zahlreich waren. Auch das Fadenwerk wurde gröber und zum Theil parallelfasrig, etwa so, wie dies in Fig. 4 von *Pieris brassicae* abgebildet wurde. Die Körnelung war auch hier vorhanden.

Bei einer anderen jungen Raupe von ungefähr gleicher Grösse fand ich etwas andere Verhältnisse. Die Kerne vom vorderen Ende der Drüse zeigten ein etwas gröberes Gerüstwerk, dessen Knotenpunkte schon weiter auseinander lagen, etwa so, wie es der Kernast (von *Pieris brassicae*) Fig. 10 am blinden Ende (rechts) erkennen lässt. Die Körnelung war infolge dessen in den Kernen dieser Drüse sehr deutlich. Die Kerne des übrigen Drüsenschlauchs wiesen ein grobes Netzwerk von fasriger Anordnung auf, entsprechend den Fig. 4 und 5 ja sogar Fig. 6 von *Pieris brassicae.*

Gleiche Altersstadien der Raupen zeigten also hier recht verschiedenartige Structuren der Spinndrüsenkerne. Dagegen fand ich wieder bei älteren Raupen derselben Art in den nun-

mehr schon stärker verzweigten Kernen des Vorderendes ein zartes Gerüstwerk, welches in den weiter nach hinten gelegenen Kernen gröber wurde, also ein ganz ähnliches Verhalten wie bei der weiter oben besprochenen jungen Raupe.

Sowohl bei jüngeren wie bei älteren Raupen von *Pieris rapae* bemerkte ich nicht selten das bereits früher von *Pieris brassicae* geschilderte Verhalten, dass die blinden Enden der Kernverzweigungen vielfach nur die feine Körnelung erkennen lassen (Fig. 13). Die Körnchen sind sehr dicht gelagert; einzelne Ausläufer des Gerüstwerks erstrecken sich hier und da noch hinein in die feine Körnelung. Der Kern zeigt im Uebrigen das gewöhnliche Verhalten, d. h. er besitzt ein mehr oder weniger dichtes Gerüstwerk mit zwischengelagerten Körnchen (Fig. 13). Als ich dieses Verhalten in der vorderen Parthie einiger Drüsen besonders häufig bemerkte, glaubte ich es zunächst mit einem Kunstproduct zu thun zu haben. Ich dachte daran, dass vielleicht doch die eindringende Salzlösung in diesen Fällen Veränderungen an den Kernen hervorgerufen habe, indem sie das Gerüstwerk zum Verschwinden brachte. Nachdem ich jedoch derartig structurirte Kerne wiederholt in Drüsen auffand, welche im Augenblick dem lebenden Thiere entnommen waren und zudem die Bemerkung machte, dass andere, oft viel dünnere Parthien des Drüsenschlauchs Kerne ganz von der gewöhnlichen Beschaffenheit enthielten, musste ich auch das geschilderte Verhalten als ein völlig normales ansehen. Es kam hinzu, dass es sich durch die Untersuchung der fixirten Kerne als solches bestätigte, denn auch ihnen fehlte zuweilen gänzlich oder nur streckenweise, z. B. auch in den Enden der Aeste, das gröbere Gerüstwerk.

2. *Spilosoma fuliginosa.* In einigen Fällen fand ich bei dieser Form eine recht characteristische Structur der Kerne, die ich bisher noch nicht beschrieb. Die sehr stark verzweigten Kerne der überwinternden (im October gesammelten und untersuchten) Raupen zeigten sich erfüllt von einem feinen und dichten Gerüstwerk. Dasselbe bestand aus kleinen Körnern, die sehr scharf begrenzt waren, so dass sie ausserordentlich deutlich hervortraten. Ausserdem waren kurze feine Fädchen bemerkbar, in welche die Körner überzugehen schienen. Dadurch kam das Bild eines allerdings grösstentheils aus den Körnern

gebildeten Gerüstwerks zu Stande. Fig. 12 soll dieses Verhalten von einer Parthie des Kernes, von wo mehrere Aeste desselben ausgehen, illustriren, doch war es schwierig, das sehr characteristische Bild recht naturgetreu wiederzugeben. Man sieht immerhin, dass die Körner bedeutend überwiegen und die Fadenstructur zurücktritt. Letztere ist überhaupt an diesen Kernen nur schwer erkennbar und macht sich mehr durch den Unterschied des ganzen Bildes gegenüber demjenigen bemerkbar, wie es durch die früher geschilderte feine Körnelung mancher Kerne gegeben ist (Fig. 8 und 13). Gegenüber diesen fein granulirten Kernen ist hier entschieden ein beträchtlicher Unterschied vorhanden. Die Körnchen sind grösser und schärfer ausgeprägt, auch nicht so rund wie dort; man möchte sie eher mit den Makrosomen des gröberen Gerüstwerks anderer Kerne als mit deren feinen Körnchen vergleichen. Es mag sein, dass zwischen diesen gröberen auch noch feinere Körnchen vorhanden sind wie bei anderen Kernen, doch liess sich dies durch die recht schwierige Untersuchung der Kerne im Leben nicht feststellen.

Die zuletzt ausgesprochene Vermuthung des Vorhandenseins feiner Körnchen der gewöhnlichen Art zwischen den gröberen Körnern des Gerüstwerks wird zu grösserer Wahrscheinlichkeit erhoben durch das Verhalten der Kerne anderer Raupen derselben Art. Man sieht nämlich in derartig gebauten Kernen doch gelegentlich die Makrosomen grösser werden und die gewöhnliche Form annehmen. Wieder in anderen Drüsen findet man thatsächtlich in den stark verzweigten Kernen eine feine Körnelung der gewöhnlichen Art und darin eingelagert ziemlich unregelmässig und weit voneinander entfernt wie die Knotenpunkte eines sehr weiten Gerüstwerks grössere Körner, etwa wie die in Fig. 11 abgebildeten, nur in noch weiteren Zwischenräumen. In einzelnen Kernen treten allerdings diese grösseren Körner näher aneinander, so dass dadurch noch mehr der Eindruck eines chromatischen Gerüstwerks hervorgerufen wird.

Der geschilderte, von den früher besprochenen Structuren etwas abweichende Bau der Spinndrüsenkerne findet sich übrigens durchaus nicht regelmässig bei den Raupen dieser Art. Bei einigen ist in den stark verzweigten Kernen ganz das gewöhnliche Gerüstwerk mit der dazwischen gelagerten feinen Körnelung vorhanden. Ganz so wie dies weiter oben von anderen

Formen beschrieben wurde, zeigt sich dieses Gerüstwerk dichter oder lockerer angeordnet. Vielfach bemerkte ich Kerne, welche etwa eine solche Structur aufwiesen, wie sie in den Fig. 7, 5 und 4 nach links hin (von Pieris brassicae) dargestellt ist.

3. *Mamestra brassicae.* Die stark verzweigten Kerne in den Spinndrüsen ziemlich ausgewachsener Raupen zeigten ziemlich übereinstimmend in der ganzen Drüse ein gröberes Gerüstwerk und dazwischen die feine Körnelung. Das Gerüstwerk ist in einigen Kernen stärker in anderen schwächer entwickelt, zum Theil erscheint es längsfasrig angeordnet wie in Fig. 4 und 5.

4. *Gastropacha rubi.* Bei den überwinternden Raupen fand ich in den Kernen der Spinndrüsen die gewöhnliche Structur, ein gröberes Netzwerk und die feine Körnelung, ersteres vielfach in der Beschaffenheit von Fig. 1 und 2. Die Untersuchung der gehärteten Spinndrüsen ergab auch an dem in früherer Jahreszeit gesammelten Material dasselbe Resultat.

5. *Portesia chrysorrhoea* (?). Leider wurde die Bestimmung dieser Raupen nicht rechtzeitig vorgenommen und konnte später nicht mehr nachgeholt werden, so dass ich bezüglich ihrer Artzugehörigkeit nicht ganz sicher bin, doch möchte ich sie trotzdem hier erwähnen, weil ich in den dünnen Drüsenschläuchen der noch jungen Raupen die erst wenig verzweigten Kerne nur von einer feinen Körnelung erfüllt fand, welche der in Fig. 8 von Pieris brassicae abgebildeten entspricht. Ein gröberes Gerüstwerk fehlte.

Als Ergebniss der Beobachtungen am lebenden Object ist festzustellen, dass die Kerne der Spinndrüsen bei den von mir untersuchten Raupen im Allgemeinen ein stärkeres Gerüstwerk und eine zwischen dieses eingelagerte feine Körnelung erkennen lassen. Während das erstere jedoch zurücktreten oder ganz fehlen kann, lässt sich stets eine feinkörnige Structur des Kerninhalts nachweisen, so dass die Mikrosomen jedenfalls einen ganz wesentlichen Bestandtheil des Kernes bilden. Die Darstellung der Untersuchungen am conservirten Material wird dieses Ergebniss bestätigen.

II. Untersuchungen am conservirten Material.

Nach sehr rascher Entnahme der Spinndrüsen aus dem Körper des lebenden Thieres wurden dieselben mit folgenden Mitteln gehärtet: Alcohol, Sublimat, Flemming'scher Chromosmiumessigsäure, Hermann'scher Lösung (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure) mit und ohne Holzessignachbehandlung, Pikrinessigsäure (nach Boveri). Die Einwirkungsdauer der einzelnen Reagentien wurde dabei modificirt, um auch nach dieser Richtung sicher zu gehen. Die Färbung der Schnitte geschah sowohl mit den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln Boraxcarmin, Alauncarmin, Hämatoxylin, wie auch mit dem Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxylin, dem Flemming'schen Dreifarbengemisch (Saffranin-Gentiana-Orange) und der Biondi'schen Lösung. Ausserdem brachte ich aus bestimmten Gründen verschiedene andere Anilinfarben wie Bordeaux R. und Thionin zur Anwendung, da mir daran lag, die Ergebnisse der Untersuchungen am lebenden Object mit den durch die moderne Färbetechnik gebotenen Hilfsmitteln zu prüfen. Die Resultate waren ziemlich übereinstimmende, wie die folgende Darstellung zeigen wird. Es ist deshalb unnöthig, die Methoden im Einzelnen anzugeben. Erwähnen will ich nur, dass mir die Heidenhain'sche Eisen-Hämatoxylin-Färbung fast regelmässig gute Resultate lieferte. Ich wandte sie in den beiden von ihm angegebenen Modificationen mit längerer und kürzerer Einwirkungsdauer der Eisenalaun- und Farbstofflösung an, wodurch seine „schwarzen und blauen Eisenpräparate" erhalten werden; doch war für mein Object das Ergebniss ziemlich das gleiche. Die Intensität der Färbung ist eine stärkere bei längerer Einwirkung des Farbstoffes, bzw. der Beize und die Nachbehandlung zur Entfernung des überflüssigen Farbstoffes ist besser zu reguliren. Ich zog daher nach mehrfachen Versuchen die längere Einwirkung der Reagentien vor. Bezüglich der Conservirung des Materials fand ich in der Anwendung dieser Methode keinen Unterschied. Ich erhielt vorzügliche Präparate von Objecten, die mit Sublimat, sowie von anderen, die mit Osmiumgemischen conservirt waren.

Auch das Biondi'sche Verfahren gab mir bei Einhaltung der von Heidenhain empfohlenen Vorbehandlung[1]) der Schnitte

1) Nr. 15, pag. 116.

mit stark verdünnter Essigsäure und Jodtinctur (wenn es sich um Sublimatconservirung handelte) die besten Resultate, jedoch musste ich einen bedeutend stärkeren Zusatz von Methylgrün zu dem Farbengemisch wählen, um eine bleibende Färbung des chromatischen Gerüstwerks zu erhalten. Beim Ausziehen der stark überfärbten Schnitte ist dann noch immer grosse Vorsicht und rasche Behandlung nöthig, um die Chromatintheile gefärbt zu erhalten. Man bekommt dann Präparate von einer Kernfärbung, wie sie Fig. 34 (Taf. XXVIII) zeigt. Die gröberen Theile sind grün, die feineren roth gefärbt; die Bilder sind sehr klar. Brauchbare Resultate gab mir das Biondi'sche Gemisch nur bei Sublimatconservirung.

Aesserst klare Bilder erhielt ich durch Flemming's sog. Orange-Verfahren an den mit Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung fixirten Objecten. Zwar liess sich dieses Verfahren auch an Sublimatpräparaten anwenden, doch sind die Färbungen dann nicht so distinct und die Bilder infolge dessen weniger klar. Es kamen Mischfarben von bräunlichem Ton zu Stande, die zwar ebenfalls das gröbere Gerüstwerk und die feine Körnelung, jedoch beide nicht different gefärbt zeigten. Mit der von Reinke[1]) angewandten und besonders empfohlenen Modification dieses Verfahrens kam ich trotz mancher Bemühung und genauen Einhaltens der gegebenen Vorschriften nicht zurecht, was möglicher Weise an einer anderen Beschaffenheit der von mir verwandten Farbstoffe liegen könnte[2]). Die Mischung der Gentiana- und Orangelösung gab mir keine Resultate, weshalb ich die Farbstoffe in der zuerst von Flemming angegebenen Weise nacheinander zur Anwendung brachte. Die Vorbehandlung mit Kalium sulfurosum fand ich bei meinen Objecten von keinem besonderen Vortheil. Es muss übrigens bemerkt werden, dass Reinke andersartige Dinge, vor allem Theilungsstadien zur Anschauung bringen wollte, bei denen die Verhältnisse jedenfalls anders liegen. Ich erhielt bei Anwendung der Flemming'schen Methode ein sehr klares Bild von den feinen Körnchen, die sich intensiv violett gefärbt zeigten (Fig. 31 Taf. XXVIII).

---

1) Nr. 24, pag. 262.

2) Die Farbstoffe stammen aus dem Grübler'schen Laboratorium in Leipzig.

Als Kernfarbstoff, welcher ausser dem Chromatin auch die feineren Structuren des Kernes hervorbringen soll, wird das Thionin besonders gerühmt[1]. Dieser Farbstoff schien somit für die von mir verfolgten Zwecke der gegebene zu sein. Die verschiedenen von mir verwandten Lösungen des (ebenfalls aus der Grübler'schen Fabrik stammenden) Präparats ergaben jedoch bei meinem Object keine sicheren Resultate. Ich erhielt zwar Kernfärbungen, die sich jedoch vor anderen kaum auszeichneten; ausserdem zeigte sich jenes Präparat an meinen Objecten als ein intensiver Protoplasmafarbstoff.

Als ich bei Gelegenheit meiner früheren Untersuchungen und jetzt wieder die Spinndrüsen zunächst mit den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln (Boraxcarmin, Alauncarmin, Hämatoxylin) behandelt hatte, fand ich die Kerne ziemlich gleichmässig gefärbt. Sie schienen von einer nicht sehr stark färbbaren Substanz mehr oder weniger dicht, jedenfalls aber recht gleichmässig erfüllt zu sein. Bei der Untersuchung mit stärkerer Vergrösserung löste sich diese gleichartige Färbung in ein dunkel gefärbtes Gerüstwerk und eine dazwischen gelegene feine Körnelung auf, welche zwar eine nur schwache Färbung zeigt, aber immerhin mit jener zusammen die ziemlich gleichmässige Färbung des Kernes hervorruft. Einen derartigen Eindruck erhält man besonders an den mit Sublimat behandelten Drüsen. Bei der Conservirung mit Osmiumgemischen treten die Knotenpunkte des gröberen Gerüstwerks deutlicher gegen die Körnelung hervor. So erhielt ich bei Conservirung mit Flemming'scher (besser als mit Hermann'scher) Lösung recht klare Bilder der schwächer gefärbten Mikrosomen und der dunklen Makrosomen. Der Befund entsprach also bereits dem an dem lebenden Object festgestellten Sachverhalt, jedoch erschien es nöthig, noch klarere Bilder herzustellen und die Natur der beiden geformten Substanzen des Kernes genauer zu prüfen, weshalb noch die oben erwähnten Methoden in Anwendung gebracht wurden. Als Objecte dienten auch hier wieder wie bei der Untersuchung der lebenden Zelle die Spinndrüsen von Pieris brassicae, auf welche sich daher

1) M. Heidenhain Nr. 16, pag. 433.

der grösste Theil der folgenden Darstellungen bezieht, während die diese Untersuchungen bestätigenden Befunde an anderen Formen wie im vorherigen Abschnitt nur kürzer angegeben werden. Es lag mir aus denselben Gründen wie bei den am lebenden Object vorgenommenen Untersuchungen daran, eine Form bezüglich des Verhaltens ihrer Kerne genauer kennen zu lernen.

1. Pieris brassicae.

Die feinere Structur der Kerne lässt sich in ausgezeichneter Weise mit M. Heidenhain's Eisen-Hämatoxylinverfahren darstellen. Diese Präparate schliessen sich am nächsten den bei guter Conservirung durch Hämatoxylinfärbung erhaltenen an, nur sind sie bedeutend klarer. Entsprechend der am lebenden Object geschilderten, verschiedenartigen Structur der Kerne (Fig. 1—13, Taf. XXVI) müssen auch die gefärbten Kerne ein verschiedenes Aussehen zeigen. So verhält es sich thatsächlich. Auf alle die Structurdifferenzen, welche sich hier darbieten, soll nicht besonders eingegangen werden, sondern ich hebe nur die für die behandelte Frage bedeutsamen hervor. Die gewöhnlichen Bilder sind solche, wie sie sich in Fig. 14 u. 16 (Taf. XXVII) darbieten. Man sieht, dass der Kern von einer mehr oder weniger dichten Körnelung erfüllt ist. Die Körnchen nehmen bei der Eisen-Hämatoxylin-Behandlung die aus den Fig. 14—26 ersichtliche Färbung an. Die Intensität der letzteren ist nicht immer die gleiche. An manchen Präparaten zeigen sie eine hellere, graublaue Farbe, während sie an anderen bis dunkelblau erscheinen. Ihre Form ist stets eine recht regelmässige runde. An einigen Stellen des Kernes werden sie enger aneinander liegend, in anderen weiter abstehend gefunden; stets aber bleiben Zwischenräume zwischen den einzelnen Körnchen.

Von weniger regelmässiger Gestalt und Grösse sind die gröberen Chromatintheile. Die Makrosomen finden sich in sehr verschiedener Vertheilung im Kern, wie dies ja auch den Beobachtungen am lebenden Object entspricht. Fig. 14 u. 16 zeigen Theile des Kernes, in denen das Chromatin sehr reichlich vorhanden ist. Die Chromatinbrocken oder Körner, welche jedenfalls den Knotenpunkten des früher besprochenen Gerüstwerks entsprechen, erscheinen hier sehr dicht gelagert, während man sie in anderen Kernen viel weiter voneinander abstehend findet.

Man erkennt aus den genannten beiden Figuren gleichzeitig auch ihre differente Form. Diese ist rundlich oder in die Länge gezogen, unregelmässig eckig, kurz sehr verschiedenartig. Dass die Grösse der Makrosomen sehr differirt, sieht man ebenfalls aus Fig. 14 u. 16, die bei sehr ungleicher Vergrösserung entworfen wurden. Derartige Differenzen sind weiter oben auch von dem lebenden Object beschrieben worden. Die Fäden, welche im Leben zwischen den Knotenpunkten vorhanden sind und das Bild des Gerüstwerks vervollständigen (Taf. XXVI), bestehen offenbar aus einer anderen Substanz, da sie an den gefärbten Präparaten nicht wahrnehmbar sind, wobei allerdings vorausgesetzt wird, dass sie nicht etwa bei der Conservirung einschnurrten, sodass ihre Substanz mit derjenigen der Makrosomen zusammenschmolz. In einzelnen Fällen sah ich diese letzteren sich fadenförmig ausziehen und auch eine Strecke weit fortsetzen. Das sieht man aber nicht an allen Makrosomen, sondern nur hier und da. Einige Parthien aus Kernen, welche dies Verhalten in besonders deutlicher Weise zeigten, sind in den Fig. 15, 17 u. 23 abgebildet. Diese Bilder entsprechen schon mehr dem Bau des lebenden Kernes, wenn allerdings auch hier nur der geringere Theil der Fäden erhalten ist. Welchem Umstand das Erhaltenbleiben dieser Structur zu verdanken ist und ob man in ihr überhaupt die fädige Structur des lebenden Kernes vor sich hat, vermag ich nicht zu sagen. Die Conservirung war die gleiche wie sonst; das eine Object (Fig. 17) war mit Hermann'scher, das andere mit Flemming'scher Lösung (Fig. 15) und das dritte mit Sublimat fixirt (Fig. 23).

Am lebenden Object stellte ich fest, dass vielfach das grobe Gerüstwerk an einzelnen Abschnitten oder im ganzen Kern zurücktritt (Fig. 13 u. 8, Taf. XXVI), so dass nur noch die feine Körnelung wahrnehmbar ist. Das gleiche Verhalten ergibt sich auch aus der Untersuchung der Schnitte. Man findet Kerne, bei denen die Chromatinkörner weit auseinander liegen und infolge dessen die feine Körnelung bedeutend überwiegt. Dies geht so weit, dass in einzelnen Parthien des Kernes nur noch ganz zerstreute Chromatinbrocken auftreten oder dieselben überhaupt gänzlich fehlen. Es gibt also Kernabschnitte, welche nur von der feinen Körnelung erfüllt sind. Dieses selbe Verhalten weisen auch ganze Kerne auf, deren Inhalt dann ebenfalls nur aus Mikrosomen besteht. Fig. 18 zeigt das gegabelte Ende eines Kernes von derartiger Structur.

Die Vertheilung der Kerne in der Drüse entspricht dem, was bezüglich des lebenden Objectes von den verschiedenartig structurirten Kernen mitgetheilt wurde. Es kann kein Zweifel darüber sein, dass man in den derartig feinkörnig structurirten Kernen dieselben vor sich hat, die auch im Leben beobachtet wurden.

In einigen Fällen, jedoch nur selten, bemerkte ich, dass die Körnelung ganz ausserordentlich fein war, weit zarter, als sie für gewöhnlich zu sein pflegt. Die Körnchen sind auffallend klein und lagern sich dicht und regelmässig aneinander. Fig. 23 zeigt dieses Verhalten von einer erwachsenen Raupe. Vergleicht man diese Figur mit anderen, die bei gleicher Vergrösserung ausgeführt sind, z. B. Fig. 17, 18, 20—22, so ergiebt sich der Unterschied ohne weiteres. Er tritt noch mehr hervor an denjenigen Kerntheilen, welche ziemlich frei von Chromatin sind. Diese feine und regelmässige Körnelung bringt fast den Eindruck hervor, als ob man es mit einem sehr zarten Netzwerk zu thun habe und doch vermag man bei Prüfung des Objectes mit stärksten Systemen mit Sicherheit nur die feinen Körnchen zu erkennen. Von einem fädigen Gerüstwerk, welchem sie eingelagert sein könnten, ist nichts wahrzunehmen. Obwohl ich es zunächst hier und da zu sehen glaubte, hielt diese Erscheinung einer eingehenden Prüfung nicht Stand. Auch bei denjenigen Objecten, welche die Körnchen weiter auseinander liegend zeigen, konnte ich niemals etwas von einem fadenförmigen Gerüstwerk erkennen, dessen Vorhandensein mir von vornherein nicht unwahrscheinlich war. Eine ganz ähnliche, sehr zarte Körnelung fand ich bei *Papilio machaon* wieder (vgl. weiter unten Fig. 24). Bezüglich des Verhaltens der chromatischen Substanz in dem hier betrachteten speciellen Falle sei bemerkt, dass dieses die gewöhnlichen Gestaltungsverhältnisse zeigte. Der betr. Schnitt (Fig. 23) wurde zur Darstellung gewählt, weil er gleichzeitig die fädige Verlängerung der Chromatintheile erkennen lässt.

Von besonderem Interesse scheint mir eine andere Beobachtung zu sein. Ich bemerkte in einigen Drüsen Kerne, bei denen auch die Chromatinbrocken eine Zusammensetzung aus feinen Körnchen erkennen liessen. Derartige Kerne zeigen zunächst kaum einen Unterschied von anderen (Fig. 19). Man sieht in die feine Körnelung eingelagerte Makrosomen von der gewöhnlichen Gestalt und Grösse. Bei genauerer Untersuchung

stellt sich jedoch heraus, dass dieselben nicht einheitlich sind, sondern Gruppen dicht gelagerter Körnchen von etwas stärkerem Färbungsvermögen darstellen, als es die übrigen Mikrosomen besitzen. Fig. 20—22 stellen Theile solcher Kerne bei stärkerer Vergrösserung dar, während Fig. 19 einen derartigen Kern bei schwacher Vergrösserung zeigt. Die Makrosomen lösen sich hier in Körnchengruppen auf. Man findet in ein und demselben Kern Körnchengruppen, bei welchen es nicht einen Augenblick zweifelhaft ist, dass es sich um solche handelt, während gleichzeitig auch Makrosomen vorhanden sind, bei denen die Zusammensetzung zwar noch zu erkennen, aber immerhin schon schwierig festzustellen ist und andere Makrosomen ganz homogen erscheinen, d. h. eine Auflösung in Mikrosomen überhaupt nicht mehr gestatten (Fig. 21 und 22).

Die Zusammensetzung des Chromatins aus kleinen Körnchen und Kügelchen ist auch sonst schon beobachtet worden. In dem von mir beobachteten Falle scheint mir bemerkenswerth, dass einmal das Färbungsvermögen der in Gruppen gelagerten Körnchen von den anderen nicht erheblich verschieden ist (Fig. 22) und dass man ausser den deutlich als solche hervortretenden Gruppen noch andere weniger distincte Zusammenlagerungen der Körnchen bemerkt, die sehr wohl derartige Gruppen in der Entstehung vorstellen könnten. Naturgemäss ist das schwer mit Sicherheit zu sagen, aber ich möchte jedenfalls die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, dass die gröberen Chromatintheile aus den feinen Körnchen durch Verdichtung derselben und wahrscheinlich unter einer gewissen Veränderung ihrer Substanz hervorgehen können. Wenn sich dies so verhält, so muss weiter angenommen werden, dass nachher eine Verschmelzung der einzelnen Körnchen eintritt, denn an den Chromatintheilen der allermeisten Kerne konnte ich keine solche Zusammensetzung aus feinen Körnchen wahrnehmen, sondern dieselben schienen mir eine homogene Masse darzustellen. Unmöglich ist es trotzdem nicht, dass auch diese Theile des Kernes sich bei geeigneter Behandlung doch noch in feinere Bestandtheile auflösen könnten. Ich möchte hier einer wiederholt gemachten Beobachtung gedenken. An einzelnen Kernen bemerkte ich auch auf den Schnitten eine streifige Beschaffenheit, welche dadurch hervorgebracht wurde, dass sich die Körnchen zu längeren Zügen reihenweise hinter-

einander legten. Ich wurde durch solche gestreift erscheinenden Kerne sofort an die im Leben beobachteten streifigen Kerne erinnert (Fig. 4—6, Taf. XXVI), doch kam mir diese Erscheinung am conservirten Material nur selten vor die Augen, während sie an der lebenden Drüse recht häufig zu beobachten ist. Dies spricht nicht recht dafür, dass die Fasern des lebenden Kernes sich ebenfalls aus Körnchen zusammensetzen. Jedenfalls kann man im Leben nichts davon erkennen.

Die körnige Beschaffenheit der Chromatintheile und gruppenweise Zusammenlagerung von Körnchen bemerkte ich auch an Präparaten, welche mit Hermann'scher Lösung fixirt und mit Saffranin, Gentiana, Orange gefärbt waren. Ehe ich sie bespreche, wird es jedoch nöthig sein, auf die Wirkung dieser Farbstoffe einzugehen. Die Bilder sind entsprechend der nur schwierig zu regulirenden Einwirkung und Ausziehung der Farbstoffe ziemlich verschiedenartig. Man erhält bei Ueberfärbung mit Gentiana und zu geringem Ausziehen Chromatin und Körnelung gleichmässig gefärbt. Letztere tritt übrigens, wie schon erwähnt, bei dieser Methode ganz besonders klar und deutlich hervor (Fig. 31 und 32 Taf. XXVIII). Das Verhalten der stark violett gefärbten Körnchen ist übrigens das gleiche, wie es für die Eisen-Hämatoxylin-Methode geschildert wurde.

Nach besserem Ausziehen bieten die Präparate folgendes Bild: Das Protoplasma erscheint orangefarben, wogegen sich die noch immer ziemlich intensiv violett gefärbten Kerne abheben (Fig. 31). Die violette Färbung rührt von der Körnelung her, denn diese macht den überwiegenden Bestandtheil des Kerninhalts aus, zumal das Chromatin jetzt einen helleren Ton zeigt. Es erscheint ähnlich dem Zellplasma, doch dunkler orange bis braun gefärbt. Ich muss diese Färbung auf die gemeinsame Einwirkung des Saffranin und Orange zurückführen, obwohl ich etwas erstaunt war, eine derartige Chromatinfärbung zu erhalten. Ich erwartete von dem sauren Orangefarbstoff keine Einwirkung auf das eigentliche Chromatin. Zunächst glaubte ich, irgendwelche anderen Stoffe im Kern derartig gefärbt vor mir zu haben, doch liess die beständige Wiederkehr, Form und Vertheilung dieser geformten Bestandtheile keinen Zweifel darüber, dass man es mit denselben Dingen zu thun hat, welche ich bei Behandlung mit Eisen-Hämatoxylin (Fig. 14—26),

Biondi'scher Lösung (Fig. 34), Bordeaux R. (Fig. 36), Thionin (37—39) und anderen Farbstoffen als Chromatintheile des Kernes erhielt.

Wird bei Anwendung der Flemming'schen Dreifarbenmethode beim Ausziehen der rechte Zeitpunkt versäumt, so geht die violette Färbung ganz verloren und bezüglich des Chromatins erhält man dadurch Bilder, welche den mit anderen Kernfarbstoffen erzielten ähnlicher sind (Fig. 33). Die feinen Körnchen zeigen jetzt eine hell ziegelrothe Färbung, während das Chromatin dunkel bis rothbraun gefärbt erscheint. Es kommt also die Einwirkung des Saffranins mehr zum Vorschein. Während das Chromatin bei der violetten Kernfärbung sehr zurücktritt, ist es in den röthlich bis gelbbraun gefärbten Kernen wieder deutlicher ausgeprägt, allerdings muss hinzugefügt werden, dass die infolge zu starken Ausziehens erzielte Kernfärbung leicht in eine gelblich braune Mischfarbe übergeht, die in ganz ähnlicher Weise auch dem Zellplasma zukommt. Solche Präparate sind dann wenig brauchbar und lassen weder überhaupt eine distincte Kernfärbung, noch in dieser das Chromatin und die feine Körnelung deutlich unterscheiden. Im Allgemeinen muss ich jedoch Reinke beipflichten, wenn er der Flemming'schen Dreifarben-Methode eine scharfe Differenzirung der Kernstructur nachrühmt. Dies gilt entschieden auch für meine ganz andersartigen Objecte und zwar auch dann noch, wie ich zeigte, wenn nicht die eigentliche Doppelfärbung zum Ausdruck kommt (Fig. 33). Die Differenzirung der einzelnen gröberen und feineren Theile des Kernes kann noch eine sehr distincte sein, wenn auch die Färbungsunterschiede weniger in die Augen fallen. Uebrigens beschreibt auch Reinke gewisse Variationen in der Färbung bei Anwendung dieser Methode[1]), wie ich sie ebenfalls, wenn auch nicht in so starkem Maasse bemerkte.

Mit der bereits weiter oben erwähnten Zusammensetzung der gröberen Chromatintheile aus Körnchen und der gruppenweisen Anhäufung der letzteren verhielt es sich folgendermaassen. In den nur violett gefärbten Kernen, welche die körnige Structur des Chromatins erkennen lassen, liegen die Verhältnisse ganz so wie sie bereits für die Eisen-Hämatoxylin-

1) Nr. 24, pag. 262.

Färbung beschrieben wurden. Die Knotenpunkte lösen sich bei Betrachtung mit starker Vergrösserung in eine dichte Zusammenhäufung feiner ebenfalls violett gefärbter Körnchen auf. Die für die Eisenpräparate gegebenen Bilder bei schwächerer und bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 19 u. 22) könnten hier ohne Weiteres zur Illustration dieser Verhältnisse Verwendung finden, wenn man die graublaue in eine dunkelviolette Farbe der Körnchen übertrüge. Ebenso ist die Zusammensetzung der Makrosomen aus Körnchen an den oben erwähnten Präparaten wahrzunehmen, bei denen die violette Farbe der Mikrosomen wieder ausgezogen und nur noch deren Rothfärbung wie diejenige der Makrosomen vorhanden ist (Fig. 35). Diese Kerne mit ihrer violetten oder auch rothen Färbung bieten also nichts Besonderes. Dagegen finde ich Präparate, welche eine hiervon abweichende Färbung der aus Körnchen zusammengesetzten Chromatintheile erkennen lassen. Die Körnchen erscheinen zwar auch in diesem Falle violett gefärbt, sowohl die im Kern vertheilten, wie auch diejenigen der Knotenpunkte, aber die letzteren zeigen ausserdem einen orangefarbenen Grundton (Fig. 32). Wie dieser zu Stande kommt, vermochte ich nicht zu ergründen. Fast schien es, als ob die violett gefärbten Körnchen in eine nur sehr spärliche Grundmasse mit einem Orangeton eingelagert seien und dann erhielt ich wieder den Eindruck, als ob der gelbe Schimmer von den übrigens violett gefärbten Körnchen der Knotenpunkte selbst ausginge. Jedenfalls besitzen diese ausser der violetten Farbe der Körnchen noch einen Orangeton, welcher sehr deutlich hervortreten kann (Fig. 32). Es ist dies übrigens sehr verschieden. Während in manchen Kernen der gelbe Ton der Knotenpunkte sehr deutlich ist, tritt er in anderen stark zurück und wieder in anderen Kernen ist er gar nicht bemerkbar. Ausserdem lassen sich wie in den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten dichter zusammengelagerte Gruppen der im Kernraum vertheilten feinen Körnchen wahrnehmen. Man möchte von diesen letzteren bis zu den dichteren, aber nur erst violett gefärbten Häufchen und von diesen bis zu denen mit Orangeton eine Kette bilden und annehmen, dass sie in dieser Weise aus der feinen Körnelung des Kernes hervorgingen. Unter den gelb getönten Körnchengruppen kann man wieder weniger dichte und dichtere, sowie solche mit überwiegendem violetten und andere mit über-

wiegendem Orangeton unterscheiden. Von den letzteren scheint es dann nicht weit bis zu den nur noch orangefarbenen Knotenpunkten, wie sie vorher beschrieben wurden (Fig. 31). Allerdings ist an diesen weder eine violette, noch überhaupt eine Körnelung zu bemerken. Sie würde eben durch Verschmelzung der Körnchen zu einer einheitlichen Masse verloren gegangen sein. Die andersartige Reaction der Knotenpunkte könnte zugleich auf eine mit der Structurveränderung Hand in Hand gehende chemische Umänderung der Substanz hinweisen.

Für bewiesen halte ich den im Vorstehenden angedeuteten Uebergang der feinen Körnelung in die gröberen Chromatinmassen des Kernes durch diese Ausführungen keineswegs, aber derartige Bilder wie auch die durch die Eisen-Hämatoxylin-Färbung erhaltenen, lassen eine solche Vermuthung jedenfalls als berechtigt erscheinen. Die vom lebenden Objecte geschilderte, sehr verschiedenartige und offenbar wechselnde Structur der Spinndrüsenkerne lässt die Neubildung des Chromatins aus den Mikrosomen und andererseits auch wieder eine Auflösung in solche recht wohl möglich erscheinen[1]). Wir müssen jedenfalls annehmen, dass gewisse Umsetzungen im Kern erfolgen, indem ein Verbrauch und Ersatz von Substanz stattfindet. Dass Structurveränderungen im Kern vor sich gehen, wissen wir zur Genüge und es ist gar nicht unwahrscheinlich, dass diejenigen in den Spinndrüsenkernen sich zum Theil auf die angedeutete Weise vollziehen. —

Wenn die mit dem Flemming'schen Orangeverfahren erhaltenen Resultate es nicht recht erlauben, einen Schluss auf die Natur der auf diese Weise dargestellten geformten Bestandtheile des Kerns zu ziehen, so ist dies vielleicht eher durch die Ergebnisse der Biondi'schen Methode gestattet. Ueber die Art ihrer Anwendung wurde bereits weiter oben berichtet. Man erhält zuerst die völlige Ueberfärbung des Kernes, bei welcher sich dessen einzelne Bestandtheile gar nicht erkennen lassen. Bei geeignetem Ausziehen erreicht man eine sehr schöne Differenzirung der Präparate. Das Zellplasma erscheint roth ge-

1) So könnten die von mir beobachteten dichteren oder weniger dichten Körnchengruppen mit ähnlicher Berechtigung als ein Zerfall der Makro- in Mikrosomen angesehen werden, wobei die beginnende Auflösung mit einer Aenderung des Chromatintones verbunden wäre.

färbt, mit einem violetten Ton, der Kern grösstentheils roth und zwar ist die sehr schöne und reine rosenrothe Farbe an die klar hervortretenden Mikrosomen gebunden. Fig. 34 stellt den Endast eines Kernes unter möglichst genauer Wiedergabe der Farben dar. Man sieht die Körnchen sehr klar ausgeprägt. Zwischen ihnen liegen die Knotenpunkte des Chromatingerüstes, grün gefärbt. Sie zeigen die gleiche Form, Grösse und Vertheilung im Kern, wie ich sie von den Kernen der lebenden Drüsen, wie von den mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten bereits nachwies. Uebrigens sind sie in den verschiedenen Kernen, wie dies ebenfalls schon zur Genüge dargestellt wurde, in ihrer Beschaffenheit und Vertheilung sehr different, doch braucht darauf nicht wieder eingegangen zu werden. Es genügt, dieses eine Bild vorzuführen, da die anderen gelungenen Präparate das gleiche Aussehen der Kerne darbieten, abgesehen von jenen, soeben angedeuteten Structurdifferenzen. Es tritt also bei dieser Methode die echte Chromatinfärbung sehr klar hervor. Die Knotenpunkte des Gerüstwerks nehmen die Farbe des basischen Methylgrüns an, während die Körnelung die rothe Farbe des sauren Rubins erhält. Uebrigens muss auch für diese Färbung betont werden, dass sie nicht die ausschliessliche darstellt. Zunächst ist der ganze Kern grün gefärbt; beim Ausziehen gibt dann die Körnelung die grüne Farbe ab, während diese vom Chromatin festgehalten wird (Fig. 34). Man erhält Bilder, welche zunächst noch sowohl das Chromatin, wie auch die Körnelung grün gefärbt zeigen, dann tritt der Zustand ein, in dem nur das Chromatin noch grün gefärbt ist und zieht man nun noch weiter aus, so zeigt sowohl das Chromatin wie auch die Körnelung die rothe Farbe. Man könnte somit auf die Vermuthung kommen, dass die Chromatintheile nur deshalb die grüne Farbe zurückhalten, weil sie umfangreicher sind, während sie aus den weit kleineren Körnchen leichter ausgezogen wird. Wenn dieser Vermuthung eine gewisse Berechtigung auch nicht abzusprechen ist, so halte ich sie doch nicht für richtig, weil die Grünfärbung der chromatischen Theile gegenüber den roth gefärbten Körnchen thatsächlich eine sehr distincte ist. Ihre Begrenzung tritt ausserordentlich scharf hervor, während dies später nach Entfernung der grünen Farbe gar nicht mehr der Fall ist. Die nachher roth gefärbten Theile erscheinen höchst unbestimmt und das gleiche ist auch mit den Mikrosomen

der Fall, die nunmehr (an den nur noch roth gefärbten Präparaten) ihre Farbe grösstentheils abgegeben haben. Solche Präparate sind also sowohl in Bezug auf das Chromatin, wie auf die Körnelung sehr unbestimmter Natur. Die vorher klar ausgeprägte Differenzirung ist fast gänzlich wieder geschwunden.

Die Versuche, durch Anwendung verschiedener anderer Farbstoffe, die Natur der geformten Bestandtheile der Kerne noch genauer festzustellen, führten zu keinem besseren Ergebniss als die bereits geschilderten. Erwähnen möchte ich nur zweierlei Färbungen, weil sie zur Erläuterung anderer Verhältnisse auf den beigegebenen Abbildungen ihre Darstellung fanden. Die eine Färbung geschah mit Thionin bei nachfolgender Differenzirung mit Orange. Das Resultat ist eine Orangefärbung des Protoplasmas und ein recht klares Hervortreten der Makro- und Mikrosomen in einem graublauen Ton (Fig. 37—39). Also auch hier eine recht gute Differenzirung der beiden geformten Bestandtheile des Kernes. Das gleiche ist bei der anderen Färbung der Fall, obwohl das hierbei ebenfalls angewandte Thionin nicht als ein den Kern färbendes Mittel hervortritt. Es war mit Bordeaux und Thionin gefärbt und dann zur Differenzirung Orange angewandt worden. Das Protoplasma nahm eine blauviolette Färbung an, während die geformten Theile des Kernes ziegelroth bis braun gefärbt erschienen (Fig. 36). Eine gute Differenzirung der chromatischen Theile und der feinen Körnelung war auch auf diese Weise erzielt worden; jene erschienen dunkler, braunroth, diese heller, gelblich-roth gefärbt. Diese Kernfärbungen entsprechen also den mit den anderen, früher erwähnten Farbstoffen erhaltenen.

Zusammenfassung. So wie die Untersuchungen am lebenden Object bereits ergaben, weisen die Kerne der Spinndrüsen von *Pieris brassicae* auch im conservirten Zustande ein gröberes Chromatingerüst und eine feine Körnelung auf. Die Makrosomen zeigen mit den meisten Farbstoffen ein stärkeres, die Mikrosomen ein schwächeres Färbungsvermögen, doch sind die Beziehungen zu verschiedenen Farbstoffen differente (Fig. 14 bis 39, Taf. XXVII u. XXVIII). Die feine Körnelung wird regelmässig vorgefunden; das grobe Gerüstwerk kann jedoch fehlen (Fig. 18, Taf. XXVII). Seine Ausbildung und Vertheilung im Kern ist überhaupt eine sehr verschiedenartige, so wie dies auch für

das lebende Object bereits festgestellt wurde. Unter Umständen wird es durch gruppenweise Anhäufungen von Mikrosomen ersetzt (Fig. 20—22, Taf. XXVII, Fig. 32 u. 35, Taf. XXVIII), welches Verhalten als ein Uebergang der letzteren in das Chromatin gedeutet wurde.

2. Untersuchungen an einigen anderen Raupen.

Um die an *Pieris brassicae* gewonnenen Ergebnisse zu prüfen, wurde noch eine Anzahl anderer Raupen untersucht. Zum Theil waren es dieselben Formen, die auch im Leben beobachtet wurden. Da es sich hauptsächlich um den Nachweis der feineren und gröberen Bestandtheile des Kernes handelte, diese aber sehr klar mit der Eisen-Hämatoxylin-Methode dargestellt werden können, so gelangte diese bei den folgenden Formen vor Allem zur Anwendung.

1. *Pieris rapae.* Die bereits am lebenden Object gewonnene Erfahrung wird auch für diese Form am conservirten Material bestätigt. An den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten ist ein gröberes Gerüstwerk in recht verschiedenartiger Anordnung in den Kernen der Spinndrüsen vorhanden. Die feine Körnelung zeigt das von *Pieris brassicae* beschriebene Verhalten.

2. *Vanessa urticae.* Wie bei *Pieris brassicae* lassen die Knotenpunkte des chromatischen Gerüstwerks auch hier eine recht differente Vertheilung erkennen. Manche Kerne sind äusserst chromatinreich; die Makrosomen rücken sehr nahe aneinander, noch näher, als dies in dem durch Fig. 26 (Taf. XXVII) veranschaulichten Kern der Fall ist. Die Kerne zeigen infolge dessen eine sehr starke Färbung. Derartig braucht sich übrigens nicht der ganze Kern zu verhalten, sondern einzelne Theile oder Aeste desselben können weniger reich an Chromatin sein. Schon in dem nach oben gelegenen Kernast der Fig. 26 ist dies zu erkennen. Die Chromatinkörner sind hier etwas spärlicher vertheilt. Infolge dessen überwiegen die Mikrosomen, die auch im übrigen Theil des Kernes vorhanden sind, dort aber weniger zur Geltung kommen. Die Mikrosomen zeigen eine graublaue Färbung, während diejenige des Chromatins sehr dunkel, fast schwarz ist. Dementsprechend erscheinen die chromatinarmen Parthien heller. Das Zurücktreten des Chromatins kann übrigens in dem grösseren Theil des Kerns stattfinden. Fig. 25 zeigt einen Schnitt durch einen

Kern, bei welchem es sich hauptsächlich in den peripheren Theilen findet, im Uebrigen jedoch grösstentheils reducirt ist. Ebenso kann es auch in den mittleren Parthien des Kernes häufiger sein und in den peripheren Theilen fehlen, wie dies vom *Pieris brassicae* beschrieben wurde. Wie gesagt, sind diese Verhältnisse sehr wechselnde. Es finden sich auch solche Kerne vor, die fast nur eine feine Körnelung und beinahe gar kein Chromatin enthalten. Dieses ist nur noch hier und da in recht kleinen, aber immer noch stärker färbbaren Körnern vorhanden. Solche kleine Chromatinkörner können auch durch den ganzen Kern ziemlich gleichmässig, aber in weiteren Abständen vertheilt, vorkommen. Noch andere Kerne scheinen wie bei *Pieris brassicae* des gröberen Gerüstwerks völlig zu entbehren.

3. *Papilio machaon.* Bei ausgewachsenen Raupen fand ich die Vertheilung des Chromatins in der schon mehrfach geschilderten Weise recht unregelmässig. Während manche Kerne oder Kerntheile sehr reich damit versehen waren, zeigten sich andere höchst arm an Chromatin oder entbehrten desselben wohl auch gänzlich. Die Körnelung erschien in einer in Schnitte zerlegten und mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Drüse ganz besonders zart (Fig. 24). Die Mikrosomen sind kleiner als sonst gewöhnlich, wie ein Vergleich dieser Figur mit anderen bei gleicher Vergrösserung entworfenen zeigt. Die Grundmasse des Kernes erscheint dadurch ganz besonders dicht. Es liegen Verhältnisse vor, wie ich sie in einem speciellen Falle von *Pieris brassicae* beschrieb (Fig. 23), nur dass die Mikrosomen hier noch kleiner sind und das Ganze einen noch zarteren Eindruck macht. An Stellen, wo sich der Kerninhalt etwas von der Membran abgelöst hat, erhält man zunächst den Eindruck eines äusserst zarten Gerüstwerks. Man glaubt nicht nur Körnchen, sondern auch feinste Fädchen zu sehen. Die dicht und in sehr regelmässigen Zwischenräumen gelagerten feinen Mikrosomen lassen die Masse des Kernes compakter erscheinen. Die Prüfung besonders dünner Schnitte mit starken Systemen und bei geeigneter Beleuchtung bestätigt jedoch hier ebensowenig wie bei *Pieris brassicae* die gehegte Vermuthung, es möge sich um ein sehr zartes Gerüstwerk handeln. Dass ein solches trotzdem vorhanden sein kann, will ich damit natürlich nicht in Abrede stellen. Es war mir jedenfalls niemals möglich, derartiges zu

erkennen. Zwischen den dunklen Kernen sah ich stets nur helle Zwischenräume ohne besondere Structur.

4. *Sphinx euphorbiae.* Die Kerne der Spinndrüsen jüngerer Raupen weisen breite plumpe Fortsätze auf. Die Kerne sind zwar schon längst verzweigt, doch ist die Zahl der Fortsätze erst eine verhältnissmässig geringe. Auch diese Kerne lassen ganz das gewöhnliche Verhalten erkennen, ein grobes, ziemlich gleichmässig in den Kernen vertheiltes Gerüstwerk und eine feine Körnelung, wie sie von *Pieris brassicae* beschrieben wurde.

5. *Gastropacha rubi.* Die Eisen-Hämatoxylin-Präparate bestätigen die am lebenden Object gewonnenen Erfahrungen. Die Makrosomen sowohl, wie auch die Mikrosomen treten an diesen Präparaten ganz besonders klar und deutlich hervor, vielleicht nur deshalb, weil diese Objecte sehr gut conservirt und gefärbt waren. Vertheilung und Form der Makrosomen sind ungefähr die bei *Pieris brassicae* beschriebenen und auch die Mikrosomen zeigen die bei dieser Form gewöhnlichen Verhältnisse. Die Untersuchungen wurden an ausgewachsenen Raupen mit stark verzweigten Kernen der Spinndrüsen angestellt.

6. *Spilosoma fuliginosa.* Bei einigen der lebend untersuchten Raupen dieser Art fand ich insofern besondere Verhältnisse, als das Gerüstwerk in einer sehr zarten Form auftrat; allerdings wurden auch schon am lebenden Object Vergröberungen dieses zarten Gerüstwerkes und die gewöhnliche Körnelung beobachtet. In den an Schnitten untersuchten Drüsen fand ich sowohl das grobe Gerüstwerk wie auch die feine Körnelung ganz von der gewöhnlichen Beschaffenheit. Das Gerüstwerk zeigte in den verschiedenen Kernen grössere oder kleinere Makrosomen, die in den einzelnen Kernen ziemlich eng an einander gelagert und dann in grosser Menge vorhanden waren, während sie in anderen Kernen weiter von einander abstanden und dann an Zahl geringer waren. Uebrigens fanden sich auch in diesen Drüsen Kernpartien, in welchen das Chromatin fast ganz oder völlig zurücktrat. Dann kamen die im Uebrigen auch zwischen den Chromatintheilen vorhandenen Mikrosomen um so mehr zur Geltung. Die von dieser Form gewonnenen Eisen-Hämatoxylin-Präparate beanspruchen deshalb ein besonderes Interresse, weil

die Objecte nur mit Alcohol conservirt wurden. Ich werde darauf noch zurückzukommen haben.

7. *Phalera bucephala.* An den nicht besonders stark verzweigten Kernen der Spinndrüsen von 35 cm langen Raupen liess sich das Vorhandensein der Makro- und Mikrosomen leicht feststellen, obwohl die Conservirung der Drüsen minder gut gelungen war.

8. *Orgyia antiqua.* Für diese Form gilt dasselbe wie für die vorhergehende. In den stark verzweigten Kernen älterer Raupen ist ein gröberes Gerüstwerk und eine feine Körnelung von der gewöhnlichen Beschaffenheit wahrzunehmen.

9. *Acromycta psi.* Die Kerne der Spinndrüsen sind bei den Raupen von 2 cm Länge stark verzweigt. In ihnen liegt das Chromatin in Form nicht zu grosser Körner ziemlich gleichmässig vertheilt. Die Mikrosomen zeigen bezüglich ihrer Grösse das gewöhnliche Verhalten, doch liegen sie sehr dicht, so dass die Grundsubstanz des Kernes dadurch ein mehr compaktes Aussehen erhält. Die Färbung des Chromatins und der Körnelung ist die gleiche, wie sie früher von den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten beschrieben wurde.

10. *Mamestra pisi.* In den Kernen der Spinndrüsen bei ausgewachsenen Raupen verästeln sich die Kerne sehr stark, so dass einzelne Parthieen sich vom übrigen Kern ganz abschnüren. In einer solchen Drüse fand ich die meisten Kerne nur von einer feinen Körnelung erfüllt, mit hier und da eingestreuten sehr kleinen und vereinzelten Chromatinkörnern. Dieses Chromatin trat völlig gegen die Körnelung zurück, so wie dies vorher auch von anderen Formen beschrieben wurde. Trotzdem fanden sich in derselben Drüse auch einzelne Kerne mit einem zwar nicht dichten, aber wohlausgeprägten Chromatingerüst dessen Makrosomen sogar von ansehnlicher Grösse waren. In den Spinndrüsenkernen einer anderen Art derselben Gattung hatte ich bei der Untersuchung des lebenden Objects ein sehr wohlausgebildetes Chromatingerüst gefunden. Aehnliches wird man in einem anderen Zustand der Kerne auch bei der vorliegenden Art vermuthen dürfen.

III. Ergebnisse und Vergleiche.

Als Resultat der Untersuchungen am lebenden und fixirten Object ergibt sich, dass die Kerne der Spinndrüsen im Allgemeinen aus einem gröberen Gerüstwerk und einer dazwischen gelagerten sehr feinen Körnelung bestehen. Ueber die Natur des ersteren wird man nicht im Unklaren sein. Es entspricht vor Allem dem Chromatin und ausserdem dem „Linin" der Autoren, in welches jenes eingelagert oder mit welchem es verbunden ist. Chromatin und Linin wird am lebenden Kern als grobes Gerüstwerk erkennbar, während an den gefärbten Präparaten besonders das Chromatin in Form verschiedenartig geformter Körner, entsprechend den Knotenpunkten des Gerüstwerks, hervortritt, das Linin aber mit ihnen verschmilzt und jedenfalls nicht mehr in der früheren Form der Fadenstränge erhalten bleibt. Schwerer zu beantworten ist die Frage nach dem Wesen der feinen Körnelung.

Wenn von einer Structur des „Kernsafts" die Rede ist, werden gewöhnlich die Namen Flemming und Carnoy erwähnt. Der letztgenannte Forscher kommt für unseren Fall besonders in Betracht, weil er in sehr entschiedener Weise dem Kernsaft eine besondere Structur zuschreibt. Nach ihm besteht der Kernsaft aus einem Reticulum und einem Echylema[1]). Davon werden auch Abbildungen gegeben, von denen einige von besonderem Interesse sind, weil sie die hier behandelten Objecte, nämlich Kerne aus den Spinndrüsen von Raupen darstellen[2]). Eine dieser Figuren lässt bereits die von mir eingehend beschriebenen Verhältnisse einigermaassen erkennen. Man kann die Makro- und Mikrosomen unterscheiden. Aehnliches, wenn auch weniger deutlich, geht aus den beiden anderen Figuren hervor. Ob sich die wohl nicht besonders für die Darstellung dieser Verhältnisse bestimmten und daher in dieser Beziehung weniger klaren Bilder auf das lebende oder conservirte Object beziehen, vermag ich nicht zu ersehen[3]). Jedenfalls geht aber daraus

1) Nr. 7, pag. 201.

2) Fig. 78, 79, 132, Nr. 6.

3) Ganz deutlich lassen die nach Schnitten angefertigten Abbildungen, welche Gilson später von den Kernen der Spinndrüsen gab, hier und da zwischen dem gröberen Gerüstwerk die feine Kör-

hervor, dass Carnoy den Bau dieser Kerne bereits richtig erkannte. Flemming hatte in den ruhenden Kernen der Leucocyten ebenfalls derartige Structuren zwischen dem Chromatingerüst beschrieben, die er damals als „chromatinfreie Theile der Kernstructur" deutete und jetzt für entsprechend dem von Heidenhain beschriebenen Lanthaningerüst hält[1]. Vor Allem sind hier jedoch Altmann's Untersuchungen zu nennen, der wie im Zellplasma auch im Kern eine feine Körnelung nachwies, welche wohl zum Theil mit den von den genannten Forschern beobachteten Structuren identisch ist. Nach Altmann's ursprünglicher und sehr entschieden vertretenen Auffassung liegen die Granula in den Maschen des Chromatingerüsts, um die gewöhnliche Ausdrucksweise zu gebrauchen. Dieses letztere stellt nach ihm eine Intergranularmasse dar und ist von geringerer Bedeutung, während die Granula die wichtigsten Bestandtheile des Kerns sind. Später änderte Altmann seine Auffassung dieser Dinge, indem er die bereits von Pfitzner u. A. gefundene Zusammensetzung des Chromatins aus feinen Körnchen anerkannte und somit Granula auch in der intergranulären Masse fand, welcher er damit wieder eine grössere Bedeutung zuschrieb. Die ursprünglich von Altmann gesehenen Granula entsprechen der Lage nach dem „Kernsaft" und lassen sich mit den oben beschriebenen in den Kernen der Spinndrüsen vertheilten Mikrosomen vergleichen.

Von Altmann selbst ist hervorgehoben worden, dass auch vor ihm schon von verschiedenen Forschern auf das Vorhandensein und die Bedeutung feiner Körnchen im Protoplasma hingewiesen wurde. In histologischen Arbeiten findet man hier und da eine feinkörnige Beschaffenheit des Protoplasmas bezw. des Kerns beschrieben, ohne dass allerdings zumeist das grosse Gewicht

---

nelung erkennen, ohne dass dieser Forscher ihnen allerdings besondere Beachtung geschenkt hätte, da ihn andere Dinge an den Spinndrüsen interessirten. Immerhin empfand auch er schon das Bedürfniss, die Structur des fixirten Kernes darauf hin zu prüfen, ob sie am lebenden Kern in gleicher Weise vorhanden sei. Dies vermochte er durch Beobachtung der lebenden Drüsen von Trichopteren thatsächlich festzustellen, doch beziehen sich diese Angaben, so viel ich ersehe, auf die chromatische Substanz.

1) No. 13, pag. 90.

darauf gelegt würde, welches Altmann diesen Dingen zuschreibt. So macht Schloter in seiner noch zu erwähnenden Abhandlung auf die Arbeiten von Ogata, Stolnikow, Kossinsky und Lukjanow aufmerksam, aus deren Text und Abbildungen das Vorhandensein einer nicht mit dem Chromatin identischen Körnelung des Kernes zu entnehmen ist. Hervorheben möchte ich davon nur die von dem letztgenannten Autor gegebene Kennzeichnung derselben. Lukjanow spricht dem Kern im Allgemeinen eine körnige Beschaffenheit zu und das Chromatingerüst erscheint als Negativ dieser Körnelung. Dieser letzteren haben nun, wie schon eingangs erwähnt wurde, besonders Heidenhain und Reinke ihre Aufmerksamkeit zugewandt. Ihre Ergebnisse schienen anfangs übereinzustimmen, aber die weiter geführten Untersuchungen brachten eine andere Auffassung. Heidenhain hatte zunächst gezeigt, dass jener Substanz, die man bisher als Kernsaft anzusprechen pflegte, eine körnige Beschaffenheit zukomme. Er vermochte diese in grosser Menge vorhandenen Körnchen durch die Färbung deutlich zu machen und beschrieb sie als durch ein äusserst feines (Linin-) Fadenwerk verbunden. Sonach sind diese feinen Körnchen dem Kerngerüst eingelagert, aber sie müssen ausdrücklich vom Chromatin unterschieden werden, vor welchem sie sich durch ein abweichendes Verhalten gegen die Farbstoffe auszeichnen. Aus dieser Darstellung geht hervor, dass das Lanthanin, wie Heidenhain diese Substanz nennt, in den Maschen des Chromatingerüsts gelegen ist; schon die Bezeichnung dieser Gebilde als Structur des „Kernsafts" bestätigt diese Auffassung. Doch erfährt dieselbe weiterhin eine Modification, indem von Heidenhain ausdrücklich angegeben wird, dass die Kügelchen des Lanthanin und Chromatin dicht aneinander in demselben Gerüstwerk gefunden werden. Somit würden also die Lanthaninkörnchen nicht nur einem zwischen dem chromatischen Maschenwerk des Kerns vertheilten feineren Gerüst, sondern auch jenem selbst zugehören. Chromatin und Lanthanin sind in einem Lininfadenwerk niedergelegt und nach dem Vorhergehenden liegt es nahe, dieses für ein gemeinsames Kerngerüst zu halten. Den körnigen Inhalt desselben bezeichnet Heidenhain, dem verschiedenen Ver-

1) pag. 297, No. 22.

halten gegen basische und saure Farbstoffe entsprechend, als Basichromatin (Chromatin schlechthin) und Oxychromatin (Lanthanin). Die Zwischenräume des Gerüstes hält Heidenhain für structurlos.

Nach Heidenhain stellte Reinke ebenfalls durch besondere Methoden eine körnige Substanz im Kern dar, welche er wegen ihrer Quellbarkeit als Oedematin bezeichnet. Zunächst schien Reinke die von ihm beschriebenen Gebilde für die gleichen zu halten, welche auch Heidenhain gesehen hatte, doch machte er bereits auf den Unterschied aufmerksam, dass sie nicht einem Gerüstwerk eingelagert sind, sondern in dessen Zwischenräumen liegen. Darauf wies sodann Schloter als auf eine wichtige Differenz hin. Er geht ausführlich auf das voneinander Abweichende in den Darstellungen der genannten Forscher ein und vergleicht ihre Resultate mit denen früherer Autoren; so sucht er die von ihnen beschriebenen Körnchen auch mit den Granulis Altmann's in Uebereinstimmung zu bringen und kommt zu dem Ergebniss, dass diese letzteren den Oedematinkörnchen Reinke's, nicht aber Heidenhain's Lanthaninkörnern entsprechen. Die Lage ist jedenfalls bei den Oedematinkörnern die gleiche wie bei den Altmann'schen Granulis. Nachdem Altmann jedoch auch seiner „Intergranularsubstanz" eine körnige Structur zugeschrieben hat, liesse sich der Vergleich noch weiter führen. Ich will hier nicht näher auf diese Vergleiche eingehen und dafür auf Schloter's Ausführungen hinweisen, obwohl mir die grosse Sicherheit derselben, ebenso wie die Verallgemeinerung verfrüht scheint, denn wir dürfen uns nicht verhehlen, dass wir erst weniges über diese Dinge wissen, nur eine geringe Anzahl von Objecten und auch diese nicht in verschiedenen Zuständen ihrer Kerne kennen und dass endlich die bis jetzt zu Gebote stehenden Methoden wenig verlässlicher Natur sind.

Schloter erhielt mit den von ihm angewandten Methoden (Sublimatconservirung, Färbung mit Hämatoxylin, Indulin, Eosin, Saffranin am selben Object oder Hämatoxylin, Aurantia) an Hautdrüsen und Leberzellen des Salamanders folgende Differenzirung. Die Kerne weisen ein dunkles Gerüstwerk auf, in dessen Maschen sich hellere Räume befinden. Das erstere lässt zweierlei geformte Substanzen in Gestalt verschieden grosser sphärischer

Körnchen erkennen. Die einen erscheinen bei der oben genannten Vierfachfärbung dunkel violett, die andern heller oder dunkler roth. Schloter sieht in ihnen das Basi- und Oxychromatin Heidenhain's. „Alle übrigen Theile des Kernes", sagt Schloter weiterhin, „der sog. Kernsaft (Paralinin von Schwarz) werden bei Anwendung dieser Methoden nicht gefärbt, nehmen aber stellenweise eine leichte grauviolette Nuance an. Bei genauer Betrachtung weisen sie eine Structur auf, bestehend aus einer dichten achromatischen Körnelung (Hyalosomen). Die achromatischen Körnchen füllen alle Räume zwischen dem Chromatingerüst aus und sind sogar im Chromatingerüst selbst im Zusammenhang mit dessen zweierlei Körnelungen zu sehen." Diese achromatische Körnelung vergleicht Schloter mit dem Oedematin Reinke's. Nach seinen Befunden ergänzt er das von Heidenhain und Reinke gegebene Bild der Zellen- bezw. der hier allein interessirenden Kernstructur, indem er dem Chromatin-Lanthaningerüst noch die achromatische Oedematinkörnelung hinzufügt und dabei als bedeutsam hervorhebt, dass Heidenhain die letztere und Reinke die erstere nicht richtig erkannt hätte. Man sieht, dass die Structur des Kernes nach den neueren Auffassungen immer verwickelter wird. Hier ist zu erwähnen, dass nach einer von Waldeyer[1]) ganz neuerdings in seinem Vortrag über den Bau und das Wesen der Zelle gemachten Mittheilung Reinke die Identität seiner Oedematinkörner mit Heidenhain's Lanthanin ausdrücklich ihm gegenüber in Abrede stellt. Waldeyer schliesst sich daraufhin der von Schloter vertretenen Anschauung vom Bau des Zellkerns an.

Von structurlosen Theilen konnte Schloter im Kern keine Spur entdecken und doch müssen solche meiner Ansicht nach mindestens zwischen den Hyalosomen vorhanden sein, da diese von kugliger Gestalt und, wie aus Schloter's Abbildungen hervorgeht, nicht immer ganz nahe aneinander gelagert sind. Nimmt man hier eine verbindende Substanz an, so kommt man abermals auf das allgemeine Kerngerüst zurück, ganz so wie dies von Seiten Schloter's gegenüber Heidenhain geschah. Letzterer Forscher studirte zunächst ebenfalls den Kernsaft und

1) Waldeyer pag. 51, No. 26.

wies hier die Lanthaninkörnchen nach, welche er dann auch im Chromatingerüst vorfand, so wie auch Schloter seine Hyalosomen im groben Gerüstwerk vertreten sein lässt. Mir scheint der Unterschied zwischen Schloter's und Heidenhain's Befunden somit gar nicht so beträchtlich zu sein, denn wer sagt uns, dass die violetten und rothen Theile des Chromatingerüstes gerade dem Basi- und Oxychromatin entsprechen. Die Art der Färbung ist jedenfalls kein Beweis dafür. Misslich scheint es mir überhaupt, Ergebnisse zu vergleichen, welche durch Anwendung ganz verschiedener Farbstoffcombinationen gewonnen wurden. Leichter würde sich z. B. ein Vergleich ziehen lassen, wenn die Methyl- und Rubinfärbung des Basi- und Oxychromatin zur Anwendung gekommen wäre, wie sie sich aus der Biondi'schen Lösung ergiebt. Uebrigens muss dabei ausdrücklich betont werden, dass nach Reinke's Angabe auch bei dieser Behandlung das Oedematin eine rothe Färbung erhält, sich also nicht achromatisch erweist. Somit würde zwar durch diese Methode Oxychromatin und Oedematin nicht geschieden werden können, aber auch dieses Ergebniss würde für die Beurtheilung jener vermeintlich achromatischen Gebilde von Bedeutung sein. Es müsste dann mit der von Schloter angegebenen Methode ihr Verhalten weiter untersucht und sodann der Vergleich gezogen werden.

Heidenhain's Darstellung verstehe ich so, dass allerdings oxychromatische Körnchen im Chromatingerüst vorkommen, dass sie aber eigentlich die Structur des „Kernsaftes" darstellen, also in den Maschen des gröberen Gerüstwerks liegen. Sie können trotzdem ein eigenes, feineres Gerüstwerk besitzen, welches nicht mit dem gröberen identisch zu sein braucht. Auch diese Dinge müssen geprüft und dürfen nicht ohne Weiteres so oder so angenommen werden, wenn man nicht zu Fehlschlüssen gelangen will. Sie sind aber jedenfalls höchst schwierig zu erkennen und ich muss zu meinem Bedauern aussprechen, dass es mir an den Spinndrüsenkernen niemals gelungen ist, zwischen den Mikrosomen das gesuchte verbindende Fadenwerk nachzuweisen. Ich sah immer nur Zwischenräume von grösserem oder geringerem Umfang, je nachdem die Mikrosomen mehr oder wenig weit voneinander abstehen.

Wenn ich meine Befunde an den Kernen der Spinndrüsen

mit den soeben besprochenen Anschauungen von der feineren Structur des Zellkerns vergleiche, so vermag ich die einzelnen Bestandtheile, welche dem Kern zukommen sollen, nicht aufzufinden. Ich sehe ein chromatisches Gerüstwerk, dessen Makrosomen in einzelnen Fällen eine Zusammensetzung aus Körnchen erkennen liessen, ohne dass dies allerdings die Regel wäre. In der Mehrzahl der Fälle zeigen die Makrosomen eine compakte homogene Structur. An den bei meinem Object in grosser Menge vorhandenen Mikrosomen vermag ich keine Differenzen zu bemerken, welche auf bestimmte Unterschiede im Wesen dieser einzelnen Körner hinwiesen. Sie färben sich bei den verschiedenen, oben genauer angegebenen Methoden in ungefähr gleicher Weise. Gewiss kommt es vor, dass einzelne der Körnchen gelegentlich etwas schwächer gefärbt erscheinen, aber im Ganzen ist dies nur selten zu bemerken und bei guten Färbungen zeigen die Mikrosomen im Allgemeinen die gleiche Intensität der Färbung. Dies gilt besonders für das Flemming'sche Orange- und das Biondi'sche Verfahren und grösstentheils auch für die Eisen-Hämatoxylin-Methode. Bei der letzteren kommt es schon eher einmal vor, dass einzelne Gruppen von Körnchen gelegentlich heller als die übrigen erscheinen, doch habe ich allen Grund, dies für zufällige Differenzen der Präparation zu halten, da andere Kerne eine vollkommen gleichmässige Färbung der Körnelung erkennen lassen. Ich kann also für die von mir untersuchten Objecte nur ein gröberes Chromatingerüst, bestehend aus den unter Umständen körnigen Makrosomen und dem verbindenden (Linin-)Fadenwerk, sowie die dazwischen in grosser Menge vertheilten Mikrosomen annehmen. Die letzteren liegen durchaus nicht dicht aneinander, sondern lassen engere oder weitere Zwischenräume erkennen (Fig. 14—39 Taf. XXVII u. XXVIII). In diesen vermochte ich eine bestimmte Structur niemals festzustellen, wie ich schon mehrfach erwähnte. Ein feinstes Fadenwerk, welches die einzelnen Körnchen verbände und welches ich zu finden erwartete, konnte ich nicht nachweisen. Also muss ich annehmen, dass die Räume zwischen den Körnchen structurlos sind. Allerdings liegen hier im Leben die leider bei der Conservirung nicht genügend erhalten gebliebenen Lininstränge des groben Gerüstwerks, von denen ich annehmen möchte, dass sie bei der Fixirung mit den Makrosomen verschmolzen

sind. Trotzdem bleibt hier noch Raum für die Annahme einer flüssigen oder doch plastischen Substanz, welche die gröberen und feineren geformten Theile des Kernes umgiebt, wobei ich allerdings die Vermuthung nicht völlig von der Hand weisen möchte, dass möglicher Weise meine Methoden nur nicht genügten, um die vielleicht doch vorhandene Structur zu erkennen und dass sie sich bei geeigneterer Behandlung nachweisen liessen. Einstweilen scheint mir jedoch die Annahme einer flüssigen oder halbflüssigen Substanz, d. h. also eines „Kernsaftes" nach den erhaltenen Befunden nicht unberechtigt, nur würde die Erstreckung dieses Kernsaftes mehr als früher eingeschränkt werden müssen. Altmann's Auffassung, wonach die geformte granuläre und intergranuläre Substanz den ganzen Kern erfüllt und keinerlei Raum für den Kernsaft frei lässt[1]), vermag ich mich für die von mir untersuchten Kerne der Spinndrüsen nicht anzuschliessen. Man gewinnt übrigens aus der Litteratur vielfach den Eindruck, als ob die Autoren das Vorhandensein einer flüssigen, den Kern und auch das Zellplasma durchdringenden Substanz stillschweigend und als fast selbstverständlich annehmen. Ganz ausdrücklich hervorgehoben wird die Existenz einer solchen Flüssigkeit in lebenden Kernen erst neuerdings wieder durch Flemming[2]). Auch Braus spricht von einem Kernsaft und meint, dass die Kerne der embryonalen Zellen von *Triton*, welche er speciell untersuchte, aus einem wabig gebauten Linin mit eingelagertem Chromatin bestehen, dessen Maschen von Kernsaft (Enchylema) erfüllt sind.

Ein Vergleich der von mir in den Spinndrüsenkernen aufgefundenen Mikrosomen mit den von anderen Autoren, speciell von Heidenhain, Reinke, Schloter beschriebenen ist schwer zu ziehen, da die Definitionen für das Lanthanin (Oxychromatin) und Oedematin hauptsächlich auf die Beziehungen zu dem Gerüstwerk des Kernes gegründet sind, ein solches aber mit Ausnahme des gröberen Chromatin-Liningerüstes in meinem Falle nicht nachweisbar war. Am meisten Uebereinstimmung scheinen mir die Mikrosomen der Spinndrüsenkerne noch mit Heidenhain's Lanthanin oder Oxychromatin zu zeigen, schon

1) Nr. 1, pag. 226.
2) Nr. 13, pag. 91.

deshalb, weil diese Substanz auch untermischt mit den Mikrosomen des Basichromatins innerhalb des chromatischen Gerüstwerks, d. h. diesem zugehörig auftreten kann. Dieses Verhalten möchte ich auch für die von mir nachgewiesenen Körnchen als wahrscheinlich annehmen. Obwohl ich nicht, was vielleicht als wünschenswerth angesehen werden kann, bei der Behandlung mit Biondi'scher Lösung die rothen Mikrosomen in dem der Hauptsache nach grün gefärbten groben Gerüstwerk auffinden konnte, so sprachen doch andere Beobachtungen für einen Uebergang der Mikrosomen in das Chromatingerüst. Es sind dies diejenigen, welche bei mittleren Vergrösserungen im Kern Makrosomen von der gewöhnlichen Beschaffenheit erkennen lassen, die sich aber bei der Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen in Gruppen dicht gedrängter Mikrosomen auflösen. Diese zeigen zwar in einzelnen Fällen ein stärkeres Färbungsvermögen als die übrigen im Kern vertheilten Mikrosomen, zum Theil jedoch zeichnen sie sich kaum in irgend einer Weise vor diesen aus, weder in der Grösse noch in der Färbung. Es lag daher die Vermuthung nahe, dass die im Kern vertheilten Mikrosomen, indem sie sich zu grösseren Complexen vereinigen und schliesslich mit einander verschmelzen, zur Bildung der Makrosomen Veranlassung geben können. Möglicher Weise erführe dabei auch ihre chemische Beschaffenheit eine Veränderung, welche sich bald in einem anderen Färbungsvermögen zu erkennen giebt. Hierfür sprachen die Beobachtungen an den mit dem Flemming'schen Orangeverfahren behandelten Objecten, welche an den aus violett gefärbten Körnchen bestehenden Makrosomen bereits die Orangefarbe hervortreten liess, die sonst den nicht aus Mikrosomen zusammengesetzten, homogenen Makrosomen zukommt (Fig. 32 u. 31 Taf. XXVIII). Einen derartigen Ersatz der chromatischen Substanz aus den Mikrosomen des Kerns halte ich deshalb nicht für unwahrscheinlich, ja er erscheint mir sogar sehr naheliegend, weil die Spinndrüsenkerne oftmals kein grobes Gerüstwerk, sondern nur die gleichmässig im Kern vertheilte Körnelung erkennen lassen, also (nach der gewöhnlichen Ausdrucksweise) völlig chromatinlos sind. Nach den im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen ist es ganz sicher, dass der Kern zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene Structur aufweist und ich möchte glauben, dass in gewissen Zuständen das Chromatin

zurück und die (Lanthanin-)Körnelung hervortreten, so wie zu anderer Zeit auch das Umgekehrte der Fall sein kann. Die so verschiedenartige Structur der Kerne dürfte wohl mit den verschiedenen Funktionszuständen der Drüsenzelle und ihres Kernes im Zusammenhang stehen[1]). Zu betonen ist bei den verschiedenen Structurzuständen des Kerns, dass die (Lanthanin-)Körnelung als ein constanter Bestandtheil des Kernes anzusehen ist, was von dem Chromatin der Spinndrüsenkerne nicht gesagt werden kann. Auch dieses Verhalten spricht dafür, dass das Chromatin sich möglicher Weise aus den Mikrosomen des Kerns ergänzt und sich vielleicht unter Umständen neu bildet. Um es zusammenfassend zu sagen, so möchte man aus den Beobachtungen an den Spinndrüsenkernen schliessen, dass die im Kern vertheilten Mikrosomen zum Ersatz des Chromatins dienen, indem sie den Makrosomen neue Substanz zuführen und sie unter Umständen vielleicht sogar völlig von Neuem bilden und dass umgekehrt möglicher Weise auch ein Zerfall des Chromatins in Mikrosomen stattfinden kann, die sich im Kern vertheilen.

Die Vermuthung, dass (bei Gelegenheit der Mitose) das Lanthanin in Chromatin übergehen und umgekehrt das Chromatin zu Lanthanin werden könne, wurde bereits von M. Heidenhain geäussert[2]). Eine von ihm gemachte Beobachtung schien ihm durch diese Annahme ihre Erklärung zu finden. Er konnte nämlich im ruhenden Mikronucleus eines Infusors kein Chromatin finden, während es in den aus diesem Mikronucleus hervorgehenden Spindeln vorhanden war. Hierher gehört auch eine von Schloter citirte, in einer russisch geschriebenen Arbeit enthaltene Aeusserung von A. Kossinsky[3]): „Unwillkürlich drängt sich die Vermuthung auf, ob nicht die chromatischen Elemente nur eine Modifikation der achromatischen darstellen."

1) Auf Structurveränderungen der Kerne secernirender Zellen während deren Thätigkeit und Ruhe wies ich in meiner früheren Arbeit zum Theil auf Grund eigener Beobachtungen, zum Theil in Anlehnung an Untersuchungen anderer Forscher, besonders die von R. Heidenhain und F. Hermann hin (Nr. 19, pag. 128). Die differente Structur der Spinndrüsenkerne erklärte ich damals bereits als von den verschiedenen Thätigkeitszuständen der Drüsen herrührend (pag. 81).

2) Nr. 16, pag. 549.

3) Nr. 25, pag. 253.

Ich bin überzeugt, dass derartige Auffassungen von manchem Zellenforscher gehegt werden und es liegt thatsächlich sehr nahe, einen solchen Umsatz zwischen den verschiedenen Substanzen des Kernes anzunehmen. Diesen Umsatz thatsächlich nachzuweisen, fehlen uns heute noch die Methoden, denn mit blossen Färbungen ist es dabei nicht gethan. Es handelt sich jedenfalls um chemische Veränderungen der Substanzen, die eben nur durch wirkliche Mikroreactionen sicher nachgewiesen werden können, denn „die Färbungen, von denen noch nicht einmal feststeht, ob sie auf physikalischer oder chemischer Grundlage beruhen, können für eine Erkennung der chemischen Beschaffenheit nicht ausschlaggebend sein", wie Lilienfeld und Monti[1]) es aussprechen. Der Weg, der zum Ziele führen kann, ist durch die Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung des Zellkerns eingeschlagen, wie sie besonders von Kossel und seinen Schülern vorgenommen wurden. Bei unseren Farbenreactionen kommt weiterhin als störend hinzu, dass die betreffenden Gewebe zum Zweck der Fixirung vorher mit verschiedenartigen Reagentien behandelt wurden. Dadurch dürfte die Beurtheilung der Farbenwirkung ebenfalls erschwert werden.

Für eine Umwandlung der chromatischen in achromatische Substanz sprechen sehr entschieden die Veränderungen, welche der „ruhende" Kern beim Uebergang in die Spindel erfährt. Hierbei reducirt sich die chromatische Substanz unter Umständen auf einen geringen Bruchtheil ihres früheren Umfangs. Ich beschrieb einen solchen Fall vom Keimbläschen der *Ophryotrocha* bei dessen Uebergang in die erste Richtungsspindel[2]). Während anfangs ein Kernfaden vorhanden war, welcher das ganze umfangreiche Keimbläschen in vielfachen Windungen durchzieht, reducirt sich derselbe später auf vier kurze Stäbchen. Diese zeigen allerdings ein etwas stärkeres Färbungsvermögen, aber trotzdem wird man kaum annehmen können, dass eine so bedeutende Condensation der Substanz eingetreten ist, sondern die Annahme liegt viel näher, dass sich die chromatische Substanz zum Theil aufgelöst und im Kern vertheilt hat. Da eine ziemlich dichte aus feinen Fäden und Körnchen bestehende, schwach färbbare Masse im Keimbläschen vorhanden ist, so kann man

1) Nr. 21, pag. 410.

2) Fig. 67—91, pag. 565 ff. Nr. 20.

diese vielleicht theilweise als ein Auflösungsprodukt des Chromatins ansehen. Derartige Structuren fand auch Reinke[1]) während der Mitose zwischen den Chromosomen und hierher sind wohl auch Flemming's chromatinfreie Theile der Kernstructur zu rechnen. Ich bin mir dabei wohl bewusst, dass auch diejenigen Theile in Betracht kommen, aus welchem die Spindelfasern hervorgehen, doch finde ich gerade im Keimbläschen von *Ophryotrocha*, wenn die im Innern des Kernes entstehenden Spindelfasern schon grösstentheils gebildet sind, noch eine recht ansehnliche Menge jener feinkörnigen und feinfädigen Zwischensubstanz.

Die sog. achromatischen Substanzen zeigen in verschiedenen Kernarten eine sehr differente Beschaffenheit. Um bei den beiden hier behandelten Beispielen zu bleiben, so unterscheidet sich die Körnelung der Spinndrüsenkerne scharf von der grösstentheils aus feinsten Fädchen bestehenden Masse des Keimbläschens von *Ophryotrocha*. Es liegt mir auch durchaus fern, aussprechen zu wollen, dass diese beiderlei Substanzen identisch seien. Wie die Structur der Kerne überhaupt sehr verschieden ist, so auch die ihrer achromatischen Theile. So sind die Kerne der Spinndrüsen ganz besonders reich an (Lanthanin-)Mikrosomen. Es wurde schon von M. Heidenhain[2]) betont, dass solche Zellkerne, welche der Regel nach sich nicht mehr mitotisch theilen, wie die Kerne der Ganglienzellen und gewisser Darmepithelzellen, viel mehr Oxychromatin enthalten als Basichromatin, während umgekehrt die in lebhafter Theilung begriffenen Kerne viel Basichromatin aufweisen. Für die Kerne der Schmetterlingsspinndrüsen würde also das erstere Verhalten gelten. Sie sind entsprechend der bedeutenden Grösse der Zelle sehr umfangreich geworden, sie verzweigen sich und gelangen sogar zur Fragmentation, sind also der Function der Zelle sehr stark angepasst und weit von jenem Stadium entfernt, auf dem sie sich noch zu theilen vermochten[3]).

---

1) Nr. 23, pag. 400.

2) Nr. 16, pag. 548.

3) An dieser Stelle sei erwähnt, dass ich, obwohl ich die zur Darstellung der Centrosomen besonders geeigneten Methoden anwandte, doch solche niemals wahrnehmen konnte. Allerdings liegen hierfür in dem von Secrettropfen durchsetzten Protoplasma die Bedingungen sehr ungünstig.

Die Differenzen in den Befunden der einzelnen Autoren über die Beschaffenheit der sog. achromatischen Theile des Kernes dürften zum Theil ihre Erklärung darin finden, dass die Structuren dieser Kerne selbst sich verschieden verhalten. Solche Differenzen möchte man in den von M. Heidenhain, Reinke und Schloter beschriebenen Kernen voraussetzen, die thatsächlich ganz verschiedenen Objecten angehören.

Für die verschiedenartige Structur der Kerne bemerkenswerth erscheint mir die Beobachtung, dass in den Theilen des Fettkörpers, welche gelegentlich an den Spinndrüsen hängen bleiben und dann vollständig die gleiche Behandlung wie diese durchmachen, die Kerne nur die Makrosomen des Chromatins, jedoch keine Mikrosomen im Kernraum erkennen lassen. In Fig. 27, Taf. XXVII, habe ich drei der (in Wirklichkeit weiter auseinander gelegenen) Kerne nebeneinander abgebildet. Man sieht an den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten die Nucleolen sehr dunkel und ähnlich die Makrosomen gefärbt. Der übrige Raum erscheint nur mit einem bläulichen Ton versehen, aber ohne Structur. Ich will nicht sagen, dass ihm die Structur wirklich fehlt. Um darüber sicher zu sein, wären noch andere Behandlungsweisen nöthig gewesen, aber dass diese Kerne bei der Anwendung vollständig derselben Fixirungs- und Färbungsmethoden doch ein von den direct neben ihnen liegenden Spinndrüsenkernen so abweichendes Bild geben und Mikrosomen in ihnen nicht hervortreten, liefert den Beweis von einem ganz andersartigen Bau dieser Kerne. Gleichzeitig finde ich in diesem Verhalten einen weiteren Hinweis darauf, dass die Körnelung der Spinndrüsenkerne nicht als ein durch die Reagentien hervorgerufener Niederschlag anzusehen ist, denn höchst wahrscheinlicher Weise würde sich dann ein ähnlicher Niederschlag auch in den Kernen der Fettkörperzellen gebildet haben. Um übrigens sicher zu sein, dass nicht die angewandten Säuregemische oder das Sublimat die Körnelung in den Spinndrüsenkernen hervorriefen, wie dies für das Zustandekommen mancher dieser Structuren vermuthet worden ist[1]), fixirte ich Spinndrüsen von *Gastropacha rubi* und *Spilosoma fuliginosa* nur mit Alcohol. Auch in den so conservirten Kernen war durch die Färbung mit Eisen-Hämatoxylin

1) Man vergl. z. B. die Ausführungen von A. Fischer Nr. 8 u. 9.

das grobe Gerüst und die Körnelung leicht nachzuweisen, wenn sie auch nicht so klar wie bei Anwendung der anderen Methoden hervortraten. Die blosse Alcoholhärtung bestätigt also wie die übrigen Verfahren das Vorhandensein der im Kern vertheilten Mikrosomen.

Nach alledem lautet das Schlussergebniss dahin, dass bereits in den lebenden Kernen der Spinndrüsen ausser dem groben Gerüstwerk eine feine Körnelung bemerkbar ist, welche sich bei Anwendung der gebräuchlichen Härtungsmethoden fixiren lässt und durch die andersartige Färbung eine vom Chromatin abweichende Beschaffenheit erweist. Sie kann daher mit den auch in anderen Kernen neben dem Chromatin aufgefundenen Mikrosomen verglichen werden, obwohl über deren Uebereinstimmung untereinander noch nicht genügende Klarheit herrscht.

Nachschrift. In dem soeben erschienenen Werk von Henneguy über die Zelle (Leçons sur la Cellule Paris 1896) finde ich eine Arbeit von F. Krasser (Ueber die Structur des ruhenden Zellkernes. Siz. Ber. Math. Nat. Cl. K. Akad. Wien 101. Bd. Abth. I 1892) erwähnt. Krasser studirte eine Anzahl pflanzlicher Zellkerne im Leben und mit Zuhilfenahme verschiedener Doppelfärbungen, wobei er eine Körnelung der chromatischen Elemente, der Nucleolen und der Zellmembran nachweisen konnte. Ausserdem fand er auch im Kernsaft Körnchen, welche mit Cyanin färbbar waren. Näher geht er auf diesen letzteren, hier speciell interessirenden Punkt nicht ein, doch darf aus seinen Ergebnissen soviel geschlossen werden, dass eine ähnliche Structur wie die in dem vorstehenden Aufsatz beschriebene auch in den Kernen der Pflanzenzellen vorkommen kann.

Literatur.

1. R. Altmann, Ueber Kernstructuren und Netzstructuren. Arch. f. Anat. u. Phys. Anatom. Abth. Jahrg. 1892.
2. Derselbe, Die Granulalehre und ihre Kritik. Ebenda 1893.
3a. Derselbe, Ueber Kernstructuren und Kerntechnik. Verhandl. Anat. Gesellsch. zu Göttingen 1893.

3b. Derselbe, Die Elementarorganismen. II. Aufl. Leipzig 1894.
4. Th. Boveri, Zellenstudien. 1.—3. Heft. Jena 1887—90.
5. H. Braus, Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneis etc. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 29. Bd. 1895.
6. J. B. Carnoy, La Biologie cellulaire. Fasc. I Lierre 1884.
7. Derselbe, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule T. I 1885.
8. A. Fischer, Zur Kritik der Fixirungsmethoden und der Granula. Anatom. Anzeiger 9. Bd. 1894.
9. Derselbe, Neue Beiträge zur Kritik der Fixirungsmethoden. Ebenda 10. Bd. 1895.
10. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
11. Derselbe, Ueber Theilung und Kernformen der Leucocyten etc. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd. 1891.
12. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Ebenda.
13. Derselbe, Zelle, Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. 3. Bd. 1893.
14. Derselbe, Ueber die Wirkung von Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.
15. M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für Kölliker. Leipzig 1892.
16. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikrosk. Anat. 43. Bd. 1894.
17. G. Gilson, Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils séricigènes. La Cellule T. VI. 1890.
18. F. E. Helm, Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
19. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. 4. Bd. 1889.
20. Derselbe, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.
21. L. Lilienfeld und A. Monti, Ueber die mikroskopische Lokalisation des Phosphors in den Geweben. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 17. Bd. 1893.
22. S. M. Lukjanow, Notizen über das Darmepithel bei *Ascaris mystax*. Arch. f. mikroskop. Anatomie. 31. Bd. 1888.
23. F. Reinke, Zellstudien I. Theil. Arch. f. mikrosk. Anat. 43. Bd. 1894.
24. Derselbe, Zellstudien II. Theil. Ebenda. 44. Bd. 1894.
25. G. Schloter, Zur Morphologie der Zelle. Ebenda. 44. Bd. 1894.
26. W. Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Dtsche. Medicin. Wochenschrift 1895 Nr. 43 u. ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

Sämmtliche Figuren sind bei Zeiss Ocular 2, Objectiv E entworfen und nach der frischen, dem lebenden Thier entnommenen Drüse gezeichnet.

Fig. 1—11. Grössere und kleinere Theile der verzweigten Kerne aus Spinndrüsen von *Pieris brassicae.*

Fig, 1—3. Enden der Kernverzweigungen, welche die Makrosomen bezw. das gröbere Kerngerüst und die Mikrosomen (die feine Körnelung) enthalten. Das grobe Kerngerüst zeigt eine verschiedenartige Ausbildung, indem die Fäden theilweise sehr zurückbleiben.

Fig. 4. Kernast mit gegabeltem Ende. Das chromatische Gerüst zeigt theilweise die gewöhnliche Ausbildung, zum Theil weist es eine längsfaserige Beschaffenheit auf. Ersteres ist besonders in den Enden der Aeste, letzteres im übrigen Kern der Fall. Zwischen dem groben Gerüst ist die feine Körnelung sichtbar.

Fig. 5. Mittlerer Theil eines verzweigten Kernes mit längsfaseriger Kernstructur, die gegen die Enden der Aeste (z. B. links oben) in ein Gerüstwerk vom gewöhnlichen Bau übergeht.

Fig. 6. Theil eines Kernes mit zwei Endästen. Dieser Kern zeichnet sich durch besonders grobe längsfaserige Structur aus. Die Mikrosomen deutlich hervortretend wie auch in Fig. 5.

Fig. 7. Ende eines Kernastes mit zartem Chromatingerüst und Mikrosomen.

Fig. 8. Theil eines Kernes, der kein Chromatingerüst, sondern nur die feine Körnelung aufweist.

Fig. 9. Ende eines Kernastes mit einem zarten und dichten Chromatingerüst und den dazwischen gelagerten Mikrosomen.

Fig. 10. Ende eines Kernastes mit zartem Gerüstwerk, welches in eine längsfaserige Structur des Kernes übergeht.

Fig. 11. Theil eines Kernes, in welchem die feine Körnelung bei weitem überwiegt und die Makrosomen wenig entwickelt sind.

Fig. 12. *Spilosoma fuliginosa.* Theil eines Kernes mit eigenthümlich scharf ausgeprägter Körnelung, bezüglich deren auf den Text verwiesen wird (S. 514).

Fig. 13. *Pieris rapae.* Kernast mit gegabeltem Endstück. Die angeschwollenen Enden des Astes zeigen nur die feine Körnelung, während im übrigen Kern das Chromatingerüst in der gewöhnlichen Weise ausgebildet ist.

Tafel XXVII.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat nach Schnitten entworfen, die mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt waren. Die Vergrösserung ist, wo nichts anderes bemerkt wird, Zeiss Comp. Ocular 4 Hom. Immersion 2,0 mm, Ap. 1,30.

Fig. 14—23. Theile der verzweigten Zellkerne aus den Spinndrüsen von *Pieris brassicae.*

Fig. 14. Mittlerer Theil eines Kernes. Conserv. Sublimat Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Fig. 15. Theile von zwei Kernästen mit umgebendem Protoplasma. Die Makrosomen sind gestreckt, die Mikrosomen von gewöhnlicher Beschaffenheit. Flemming'sche Lösung.

Fig. 16. Endast eines Kernes. Flemming'sche Lösung.

Fig. 17. Endast eines Kernes. Die Makrosomen unregelmässig vertheilt und von gestreckter Gestalt. Hermann'sche Lösung.

Fig. 18. Gegabelter Endast eines Kernes ohne Makrosomen. Hermann'sche Lösung.

Fig. 19. Theil eines Kernes, dessen Makrosomen sich bei Betrachtung mit stärkerer Vergrösserung als zusammengesetzt aus kleinen Körnchen erweisen. Hermann'sche Lösung. Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Fig. 20—22. Endäste und ein Stück von Kernen, deren Makrosomen eine Zusammensetzung aus Körnchen zeigen. Man erkennt ausserdem Gruppen eng aneinandergelagerter Mikrosomen. Hermann'sche Lösung.

Fig. 23. Theil eines Kernes, dessen Mikrosomen besonders klein und regelmässig gelagert sind und dessen Makrosomen zum Theil eine gestreckte Form zeigen. Sublimat.

Fig. 24. *Papilio machaon.* Endast eines Kernes mit besonders feinen und dicht gelagerten Körnchen, die gegen das Ende hin den Ast fast allein ausfüllen. Sublimat.

Fig. 25. *Vanessa urticae.* Theil eines Kernes, welcher grösstentheils nur von Mikrosomen erfüllt ist, während die Makrosomen stark zurücktreten. Sublimat Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Fig. 26. *Vanessa urticae.* Theil eines Kernes, welcher die Mikrosomen in der gewöhnlichen Vertheilung, die Makrosomen zumeist dicht gelagert zeigt. Sublimat.

Fig. 27. *Pieris brassicae.* Die Kerne von Fettkörperzellen aus der Raupe. Flemming'sche Lösung. Comp. Oc. 6. Hom. Imm. 2,0 mm.

Tafel XXVIII.

Die Figuren sind nach Schnitten gezeichnet und zwar, wo nichts anders bemerkt ist, mit Zeiss Comp. Ocular 4, Hom. Immers. 2,0 mm.

Fig. 31—35. *Pieris brassicae.*

Fig. 31. Theil eines Längsschnittes der Spinndrüse, welcher in einer Zelle zwei Kernäste getroffen zeigt. Die Aussenseite der Drüse ist nach oben gerichtet. Das Protoplasma der Drüsen-

zelle zeigt eine streifige Structur. Die Mikrosomen des Kerns sind violett, die Makrosomen orangefarben; a. h. äussere Hüllhaut der Drüse. Conserv. Hermann'sche Lösung. Färbung nach Flemming's Saffranin-Gentiana-Orange-Verfahren. Comp. Oc. 6, Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 32. Endtheil eines Kernastes. Hermann'sche Lösung. Saffr. Gent. Orange.

Fig. 33. Endtheil eines Kernastes. Flemming'sche Lösung, Saffr. Gent. Orange.

Fig. 34. Ein Kernast, welcher die Makrosomen grün, die Mikrosomen roth gefärbt zeigt. Sublimat. Biondi'sche Lösung. Comp. Oc. 6 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 35. Ende eines Kernastes, dessen Mikrosomen eine Zusammensetzung aus Körnchen zeigen. Flemming'sche Lösung, Saffr. Gent. Orange.

Ueber Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen.

Von

Prof. **E. Korschelt** in Marburg i. H.

Hierzu Fig. 28—30 Taf. XXVII und Fig. 36—41 Taf. XXVIII.

Bei Gelegenheit der vorstehenden Untersuchungen über den feineren Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen wurde ich auf eine scharfe, doppelt conturirte Grenzlinie aufmerksam, welche die sehr umfangreichen Drüsenzellen von einander trennt. Diese Linie bildet, entsprechend der Gestalt der Zellen, ein Polygon. Ganz besonders deutlich trat sie bei Doppelfärbungen hervor (Fig. 36—39 Taf. XXVIII), und an solchen Präparaten fiel sie mir zunächst ins Auge, doch fand ich sie dann

auch bald an einfach gefärbten Schnitten auf (Fig. 28—30 Taf. XXVII). Sehr auffällig ist sie an tangentialen Schnitten, die nur eine dünne Schicht von der Oberfläche der Drüse abspalten (Fig. 28 u. 37); sie ist jedoch auch an den Schnitten deutlich wahrzunehmen, welche die tieferen Parthien des bekanntlich von einem einschichtigen Epithel gebildeten Drüsenschlauchs treffen (Fig. 29 Taf. XXVII u. 38 Taf. XXVIII). Die Conservirung und Färbung der Objecte ist dabei nicht von Bedeutung, indem man das zarte Grenzhäutchen an den mit den verschiedenen Fixirungs- und Färbmitteln hergestellten Präparaten, welche in dem voranstehenden Aufsatz genauer beschrieben wurden, ebenfalls wiederfindet. Bei genauerer Untersuchung war es mir nicht zweifelhaft, dass es sich hierbei um eine Zellmembran handelt, welche sich gewissen Farbstoffen gegenüber anders verhält als das Zellplasma. Um das Verhältniss dieser Membran zur Zelle zu verstehen, ist es nöthig, auf den Bau der ganzen Drüse etwas näher einzugehen. Kurz charakterisirt wurde derselbe schon im vorangehenden Aufsatz (pag. 505 Anmerkung).

Man unterscheidet an dem Drüsenschlauch gewöhnlich drei Abschnitte, die bei manchen Drüsen (allerdings durchaus nicht bei allen) auch äusserlich schon dadurch kenntlich sind, dass der vordere, gestreckte (der Ausführungsgang) sehr dünn, der mittlere, nur wenig gewundene (der sog. Sekretbehälter) ziemlich stark aufgetrieben und der hintere, meist stärker gewundene Theil (der sogen. producirende Abschnitt) wieder dünner ist. Diese Abschnitte zeigen einen verschiedenen Bau, bei dessen Betrachtung ich mich hier auf den mittleren und hinteren Drüsentheil beschränken möchte. Die beiden letzteren Theile bestehen der Hauptsache nach aus den früher besprochenen, höchst umfangreichen Epithelzellen mit den verzweigten Kernen, die den Drüsenschlauch bilden. Dieser wird aussen umkleidet von einer glashellen, zwar nur dünnen, aber doch festen Hülle, welche man gewöhnlich als Tunica propria der Drüse bezeichnet und als Basalmembran der Drüsenzellen anspricht. Dementsprechend wird sie als structurlos beschrieben. Dies ist sie jedoch keineswegs, wie ich in Uebereinstimmung mit Gilson finde, sondern sie ist zelliger Natur. Oft ist es allerdings schwer, die Kerne nachzuweisen, in anderen Fällen jedoch um so leichter; am besten gelingt dies an dem hinteren Ende der Drüse, doch ver-

mochte ich bei manchen Drüsen, z. B. bei denen von *Phalera bucephala*, die Kerne bis zum Ausführungsgang hin zu verfolgen. Die äussere Hüllhaut stellt also eine Art Peritonealhülle dar und lässt sich mit der so bezeichneten Hülle der Insectenovarien vergleichen und also nicht mit deren Tunica propria, welche thatsächlich eine Basalmembran der Epithelzellen ist. Mit den Verhältnissen bei den Ovarien zeigt die Hüllhaut der Drüse noch eine weitere Uebereinstimmung, indem ein Faden (ähnlich dem Endfaden der Eiröhren) vom blinden Ende der Drüse abgeht. Derselbe erscheint als eine Fortsetzung der Hüllhaut und lässt ebenfalls eine Zusammensetzung aus Zellen erkennen. Besonders fallen in ihm einige unverhältnissmässig grosse Kerne auf. Bei der Herstellung von Totalpräparaten lösst sich zuweilen die äussere Hülle von den Epithelzellen ab, wie dies auch schon früher beschrieben wurde, wobei die Unabhängigkeit der letzteren von ihr besonders deutlich hervortritt. Sie umgiebt dann streckenweise wie ein loser Mantel den Epithelschlauch. Dieser ist noch auf andere Weise gefestigt. Im mittleren Theil der Drüse ist er innen mit einem starken Chitinrohr (der sog. Intima) ausgekleidet, auf dessen besondere Structurverhältnisse hier nicht eingegangen werden soll. Dieses Rohr ist als eine von der Innenfläche der Zellen ausgeschiedene Cuticula anzusehen, die ähnlich dem Hautpanzer eine bedeutende Stärke erlangt. Im hinteren Drüsenabschnitt zeigt sich die Intima nur schwach entwickelt. Gilson erklärt dieses Verhalten durch die verschiedene Function der beiden Drüsenabschnitte, indem der mittlere Theil nur das vom hinteren Abschnitt gebildete Sekret fortzuleiten bezw. aufzubewahren habe. Die feste Intima des mittleren Theiles hält Gilson für undurchdringlich, indem die an ihr erkennbare Strichelung nicht als der Ausdruck von Porenkanälen aufzufassen sei. Sie dient hauptsächlich zur Festigung des in dieser Parthie besonders weiten Drüsenrohres. Eine Abtheilung in Felder, dem Epithel entsprechend, von welchem die Bildung der Intima ausging, findet man an ihr nicht, sondern sie stellt ein ungetheiltes, einheitliches Rohr dar, wie dies auch von Gilson ausdrücklich hervorgehoben wird. Dieser Forscher spricht bereits von einer Membran der Drüsenzellen. Darunter versteht er vor allen Dingen die soeben besprochene Intima, deren Bau er seine besondere Aufmerksamkeit widmete. Sie bezeichnet er als die „innere

Membran", doch spricht er auch kurz von einer Bekleidung an den Seiten und an der Aussenfläche der Zellen, die äusserst zart und (an den Seitenwänden) leicht mit den Plasmasträngen zu verwechseln ist. Die Begrenzung der Zellenaussenfläche weist nach innen leichte Verdickungspunkte auf, welche wohl vom Ansatz jener Plasmastränge herrühren. Die so von Gilson kurz charakterisirten Begrenzungen der Zellen sind offenbar dieselben Bildungen, welche mir an den Schnitten durch die Spinndrüsen verschiedener Raupen auffielen. Dagegen möchte ich die derbe Intima des mittleren Abschnittes nicht mit ihnen gleichstellen und, wie Gilson es thut, als „innere Membran" der Zellen ansprechen, da ihre Entstehung jedenfalls anders aufgefasst werden muss und ihr Verhalten auch ein abweichendes ist. Uebrigens möchte ich dazu bemerken, dass es Gilson nicht auf die Feststellung dieser Verhältnisse besonders ankam, sondern er sich mehr mit den Drüsenzellen als Producenten des Sekrets beschäftigte und daher naturgemäss auf das Verhalten der Intima besonderes Gewicht legte.

Wie erwähnt treten die Abgrenzungslinien der Drüsenzellen besonders deutlich an tangentialen Schnitten hervor. An den mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten sieht man an den Zellgrenzen eine dunkle Linie hinlaufen, die zwar nicht regelmässig aber doch häufig zu beiden Seiten von einem hellen Saum begleitet wird (Fig. 28 Taf. XXVII). Ob dieser letztere der Ausdruck einer etwas anderen Protoplasmastructur an der Zellperipherie ist, wie es mir fast schien, oder ob er doch künstlich erzeugt ist, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls stellt er aber keinen Spaltraum dar, worin die Grenzhaut liegt. Ein solcher tritt übrigens zuweilen durch Auseinanderweichen der Zellen bei der Conservirung ein, und dann wird die Grenzhaut besonders deutlich (Fig. 30). Infolge der jedenfalls durch Schrumpfung der Zellen eingetretenen Spaltenbildung zwischen ihnen erscheint die sonst ebene (und somit auf dem Schnitt gerade gestreckte) Grenzhaut etwas gewellt (Fig. 30 *m*). Wenn die Zellen dicht an einander stossen und die Färbung der Präparate etwas dunkel und nicht gerade so gelungen ist, dass die Grenzhaut sich dunkel gegen das hellere Protoplasma abhebt, so ist sie nur schwer zu erkennen.

Aeusserst klar tritt die Grenzhaut, die ich übrigens schon

jetzt als Zellmembran bezeichnen möchte, bei bestimmten Doppelfärbungen hervor, so bei einer Vorfärbung mit Bordeaux R und Nachfärbung mit Thionin, sowie darauf folgender Behandlung mit Orange G. An solchen Präparaten kann das Protoplasma eine violette Färbung zeigen, während die färbbaren Bestandtheile des Kernes (Makro- und Mikrosomen) roth erscheinen (Fig. 36 Taf. XXVIII). Auch die Kernmembran ist roth gefärbt, und die gleiche Färbung zeigt die Zellmembran, die sich dadurch von dem umgebenden Protoplasma sehr deutlich abhebt. Noch mehr ist dies der Fall bei einer Färbung mit Thionin und Nachbehandlung mit Orange. Das Zellplasma nimmt dabei einen Orangeton an; die färbbaren Substanzen der Kerne erhalten dagegen eine blaue Farbe (Fig. 37). Denselben Farbenton zeigt die Kernmembran, sowie auffallender Weise die Zellmembran ebenfalls. Zu beiden Seiten der letzteren ist auch hier wie bei den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten ein heller Saum bemerkbar (Fig. 36 u. 37). Zur Darstellung wurden solche Zellen gewählt, in denen die Kerne etwas geschrumpft waren, wie dies gelegentlich vorkommt. Die Kernmembran hebt sich dann mit dem Kern vom Protoplasma ab, oder bleibt an diesem haften oder aber sie löst sich sowohl vom Kern wie vom Protoplasma los. Wie die Figuren 36 u. 37 zeigen, lässt sich die Kernmembran infolgedessen recht deutlich wahrnehmen. Auffallend ist, dass die Kern- und Zellmembran sich bezüglich ihrer Färbung in beiden Fällen entsprechend verhalten. Möglicher Weise hat man in ihnen besonders verdichtete Parthien des Protoplasmas vor sich, die infolge ihrer gleichartigen Umwandlung ein entsprechendes Verhalten gegen Farbstoffe zeigen.

An tangentialen Schnitten, d. h. also von der Fläche gesehen, erscheint die polygonal gestaltete Zelle ganz von der Membran umgeben. An tiefer geführten Längsschnitten und an Querschnitten liegen die Verhältnisse etwas anders. Uebrigens tritt auch bei ihnen an den Berührungsflächen der Zellen die Membran deutlich hervor, denn die an den tangentialen Schnitten bemerkbare Membran setzt sich in die Tiefe der Zelle fort. Aus der Fig. 29 (Taf. XXVII) sowie 38 u. 39 (Taf. XXVIII) erkennt man, dass die Membranen hier dasselbe Verhalten zeigen, wie es oben geschildert wurde. Uebrigens kann man diesen Theil der Membran am Rande auch bei der lebenden Drüse erkennen. Man

sieht an dieser, wie die Zellen von einer feinen glashellen Membran geschieden werden, welche nach vorn und hinten an die Aussenfläsche der beiden von ihr getrennten Zellen umbiegt und ausserdem von der Aussenhülle überdeckt ist. Besonders günstig für diese Beobachtung ist das Vorhandensein einer leichten Einbuchtung am Rande zwischen beiden Zellen, wie sie oft bemerkbar ist. Diese Bucht wird dann von der Aussenhülle überbrückt, während die feine Zellmembran den Zellen dicht anliegt. Dieselben Verhältnisse können die Schnitte darbieten (Fig, 29). Uebrigens wird die Membran an der Aussenfläche der Zellen ganz ausserordentlich dünn und verliert sich fast gegen das Protoplasma, so dass sie bei gleichartiger Färbung mit dem letzteren meist nicht mehr aufzufinden ist. Bei der Doppelfärbung mit Thionin-Orange giebt sie sich dagegen als ein allerdings sehr dünner blauer Saum am Zellrand zu erkennen (Fig. 38 u. 39). Uebrigens nimmt auch die Aussenhülle die blaue Farbe an, wie man aus denselben Figuren ersieht. Hierbei möchte ich erwähnen, dass v. Wistinghausen bei seinem Studium der Tracheenendigungen in den Spinndrüsen der Raupen offenbar die Membran an der Aussenfläche der Zelle beobachtet hat, indem er angiebt, das die Tracheen dicht unter der „Tunica propria" verlaufen und vom Plasma durch eine dünne Haut geschieden sind. Allerdings lässt er diese von der Tunica propria ausgehen, was nicht recht verständlich ist.

Schwieriger als an der seitlichen und an der Aussenfläche der Zellen liegen die Verhältnisse an ihrer inneren Begrenzung. Man hat hier zwischen dem hinteren (dem sog. producirenden) und dem mittleren Abschnitt, dem sog. Behälter der Drüse, zu unterscheiden. In dem ersteren fand ich die Membranen meist weniger scharf ausgeprägt. Diejenigen der seitlichen Begrenzungsflächen der Zellen verlieren sich in deren innere Begrenzung, letztere aber wird gebildet durch eine im Verhältniss zu der seitlichen und äusseren Begrenzung ziemlich starken Membran, welche bei der Behandlung mit Thionin und Orange eine dunkelblaue Färbung annimmt und sich dadurch scharf gegen das orangefarbene Zellplasma abhebt (Fig. 39). An sie grenzt nach innen direct der Secretinhalt des Rohres. Es ist dieselbe dünne Haut, welche Gilson von dem „producirenden Theil" der Drüse als „innere Membran" beschreibt. Man wird ihr diese

Bezeichnung auch thatsächlich zuerkennen dürfen, da sie sich so wie die Membran verhält, welche die übrigen Flächen der Drüsenzellen begrenzt. Stellenweise hebt sie sich vom Protoplasma ab und man sieht sie dann frei zwischen diesem und dem Secretcylinder liegen. Die Verbindung mit den seitlichen Zellmembranen scheint dabei leicht gelöst zu werden. Da die Membran eine von Gilson genauer beschriebene Oberflächenzeichnung besitzt, wird es nicht leicht sein, an ihr die früheren Verbindungsstellen mit den seitlichen Membranen zu erkennen. Den Zellgrenzen entsprechende Einbiegungen besitzt die Innenmembran nicht. Gilson spricht sie wie die übrige Intima der Drüse als eine continuirliche Auskleidung des Rohres, als eine echte „Cuticula" an, welche keine Andeutung der Zellenterritorien erkennen lässt, die ihr den Ursprung gaben.

Etwas andere Verhältnisse wie der hintere zeigt der mittlere Abschnitt der Drüse bezüglich seiner inneren Auskleidung. Wie erwähnt, findet sich hier das feste Rohr den Zellen innen anliegend. Es nimmt bei der Behandlung mit Thionin-Orange die Orangefärbung an (Fig. 38). Auffällig ist, dass zwischen ihm und dem Zellplasma noch eine blaugefärbte Membran liegt, welche ganz dieselbe Beschaffenheit zeigt, wie die innere Grenzhaut des hinteren Drüsenabschnittes. Diese letztere setzt sich übrigens direct in die entsprechend gefärbte, über dem Cuticularrohr gelegene Membran des mittleren Drüsenabschnittes fort. Gegen die seitlichen Zellgrenzen verhält sich diese Membran so wie die innere Membran des hinteren Drüsenabschnittes. Man kann somit kaum zweifelhaft sein, dass man es hier wie dort mit der Zellmembran zu thun hat. Wenn sich das Cuticularrohr von den Epithelzellen abhebt, wie das gelegentlich vorkommt, so kann sich auch die dünne Membran von der Innenfläche der Zellen loslösen, und sie liegt dann frei zwischen dem Cuticularrohr und der Innenfläche des Epithels. Die Membran ist entweder ganz eben, d. h. sie erscheint an Schnitten als eine nach beiden Seiten scharf begrenzte Linie oder sie besitzt, wie das auch bei der Innenmembran des hinteren Drüsenabschnittes, wenn auch nicht in so hohem Maasse, der Fall sein kann, an der äusseren, d. h. gegen die Zellen gerichteten Fläche, Unebenheiten, welche sie weniger scharf gegen das Zellplasma abgegrenzt erscheinen lassen. Ueberhaupt zeigt dieser innerste Theil

des Zellplasmas eine besondere Differenzirung, welche an und für sich schon an manchen Stellen die Abgrenzung gegen die Membran weniger deutlich machen kann. Gilson hat diese innere Plasmaschicht, welche er als die subcuticulare Lage bezeichnet, eingehender beschrieben. Ich fand, dass sie sich bei der mehrfach erwähnten Doppelfärbung als dunklere Schicht vor dem übrigen Protoplasma auszeichnet (Fig. 38 u. 39). Das Zellplasma besitzt die auch von andersartigen Drüsen bekannte und ebenfalls von Gilson eingehender behandelte Streifung (Fig. 29, 31, 38, 39). Entsprechend derselben treten in der subcuticularen Lage kurze Fäden und Stränge auf, die sich nur dunkler oder sogar grau bis blau färben und indem sie an die Membran heranreichen, eine Art Fortsetzung derselben nach innen darzustellen scheinen. Dadurch kann, wie gesagt, an einigen Stellen die Abgrenzung der Membran nach innen weniger scharf und deutlich werden. Es scheint sich um periphere Theile des Protoplasmas zu handeln, welche ein ähnliches Verhalten zeigen wie die äusserste, die Membran liefernde Parthie. Allerdings kam ich auch gerade durch diese Erscheinung auf den bereits vorher gehegten Gedanken zurück, man möchte es in den anders färbbaren Theilen mit intracellulär gelegenem Secret zu thun haben. Ich zog in Erwägung, ob nicht die anscheinenden Zellmembranen durch Eindringen der Secretmasse zwischen die Zellen hervorgebracht werden könnten. Dagegen spricht jedoch die im ganzen Verlauf sehr gleichmässige Stärke und die ganze regelmässige Beschaffenheit der Membranen, sowie vor Allem auch ihr Vorhandensein an der Aussenfläche der Zellen. Uebrigens besitzen die in den Zellen enthaltenen wirklichen Secrettropfen nicht diese, sondern eine gelbliche Färbung. Das bereits von den Zellen abgeschiedene, den äusseren Mantel des Secretcylinders im hinteren (producirenden) Drüsenabschnitt bildende Secret zeigt eine Orange-, nur selten etwas violette Färbung, während die Membran, zumal die der Innenwand, intensiv blau gefärbt ist. Auch hiernach muss ich diese für eine wirkliche Zellmembran halten.

Wie gezeigt wurde, ist im mittleren Drüsenabschnitt die vermuthliche innere Zellmembran gegen den Secretraum der Drüse noch von der starken Cuticula bedeckt. Gilson, welcher von der inneren Grenzhaut der Zellen in diesem Drüsenabschnitt

nichts mittheilt, lässt dessen Innenfläche unmittelbar von der starken Cuticula bedeckt sein, und nach ihm geht diese Cuticula infolgedessen direct in die dünne Membran über, welche den hinteren Drüsenabschnitt auskleidet. Thatsächlich erhält man auch an Längsschnitten zunächst diesen Eindruck. Die Intima wird nach hinten zu immer schwächer, zieht sich ganz ausserordentlich fein aus und scheint so in die Membran des hinteren Drüsenabschnittes überzugehen. Bei Anwendung der mehrfach erwähnten Doppelfärbung lässt sich jedoch feststellen, dass die gelb gefärbte Cuticula der blauen Grenzschicht aufliegt. Am äussersten Ende ist es allerdings auch hier schwer, beide Schichten zu unterscheiden, da sich die ausserordentlich dünn gewordene Cuticula so zu sagen gänzlich verliert, doch ist es stets leicht, die blaugefärbte Grenzhaut des hinteren Abschnittes in die ebenso gefärbte, von der gelben Cuticula bedeckten Membran des mittleren Abschnittes zu verfolgen.

Es wird auffallen, dass ich von einer Membran spreche, welche noch von einer Cuticula überdeckt ist. Da diese Membran aber thatsächlich die Fortsetzung der die Innenfläche der Zellen bekleidenden Membran des hinteren Drüsenabschnittes bildet und da sie die gleiche Lagenbeziehung wie diese zu den Zellen besitzt, so liegt kein Grund vor, sie nicht als Membran anzusprechen. Man könnte allerdings die Annahme machen, dass die „Innenmembran“ des hinteren Drüsenabschnittes eine cuticulare Bildung ist, die sich vielleicht nur infolge ihrer anderen Structurverhältnisse in der Färbung abweichend von der starken Intima des mittleren Abschnittes verhält. Dann würde diesem Abschnitt eine eigentliche Membran an der Innenfläche der Zellen nicht zukommen, sondern diese würde nur von der Cuticula bekleidet sein. Im mittleren Drüsentheil liesse sich in Uebereinstimmung damit annehmen, dass die feine der starken Cuticula aufliegende Membran ebenfalls cuticularer Natur und eine Vorstufe des sich Farbmitteln gegenüber anders verhaltenden Cuticularrohres sei. Ihre Substanz könnte möglicher Weise später dem letzteren hinzugefügt werden und damit vielleicht eine stoffliche oder Structurveränderung durchmachen, welche ihr verändertes Färbungsvermögen bedingt. Man sieht, dass man hiermit zu der Unterscheidung zwischen Zellmembran und Cuticula gelangt. Es sei bemerkt, dass Gilson einen solchen Unterschied

nicht macht, sondern sowohl die dünne Membran des hinteren Abschnittes, wie auch die dicke Cuticula des Behälters, welche er direct dem Zellplasma aufliegen lässt, einfach als „innere Membran“ bezeichnet. Freilich giebt er dabei an, dass die innere Membran continuirlich und ohne Rücksicht auf die Abgrenzung der Zellen über diese hinwegzieht. Dies gehört jedenfalls nicht zum Charakter einer Zellmembran.

Wenn eine Zelle an allen mit Ausnahme von einer Seite von einer Zellmembran umgeben ist und an dieser einen Seite eine cuticulaähnliche Bildung zeigt, die aber dabei doch noch Charaktere jener Zellmembran aufweist, so wird man gewiss geneigt sein, diese Cuticula als die umgewandelte Membran der einen Seite anzusprechen. So liegen die Verhältnisse im hinteren Theil der Spinndrüsen. F. E. Schulze[1]) spricht sich in seiner Abhandlung über Cuticularbildung und Verhornung in ähnlicher Weise aus, indem er sich auf solche Zellen bezieht, die von einer Membran umschlossen werden und bei denen diese Membran bis an die Seitenwand des cuticularen Deckstückes heranreicht oder sich mit ihm verbindet. „Die Cuticula steht also an Stelle der Zellmembran, ist wie diese ein Umwandlungs- oder Ausscheidungsproduct des Protoplasmas, und ihr morphologisch gleichwerthig, so wesentlich sie sich in physikalischer und chemischer Beziehung von ihr unterscheiden kann.“ Es wird jedenfalls in vielen Fällen schwer sein, die Cuticula von einer Membran zu unterscheiden. Dies sprach auch Leydig aus[2]), als er verschiedene Beispiele anführte, in denen es sich um Uebergänge handelt „zwischen der Zellmembran, welche durch Erhärtung der Rindenschicht des Protoplasmas, und jener, welche unter den Begriff der Cuticularbildung fällt, sei es, dass sie als abgeschiedene Substanz rings um die Zelle oder nur an einem Theil des Zellkörpers hautartig auftritt“. Leydig hatte also den Begriff der Zellmembran dahin festgestellt, dass sie durch Erhärtung der Rindensubstanz des Protoplasmas entsteht, während die Cuticula einer Substanz den Ursprung verdankt, welche vom Zellleib über die Grenze des Protoplasmas hinaus abgesondert wird. Diese Unterscheidung findet neuerdings in Wal-

1) No. 15, pag. 311.
2) No. 14, pag. 13.

deyer einen sehr entschiedenen Vertreter, welcher „1) die durch Differenzirung der äussersten Protoplasmaschicht der Zellen und 2) die durch Ausscheidungen seitens der Zellen entstandenen Membranen (Cuticulae)" scharf trennen möchte, aber gleichzeitig doch zugestehen muss, dass es im einzelnen Falle schwierig sein kann, eine Zellmembran von einer Cuticula zu unterscheiden und dass man selbst fragen könne, wo die Grenze zwischen einer Umwandlung und einer Ausscheidung liege[1]). Auch in dem vorliegenden Falle ist es schwer, zu sagen, ob man es mit einer Cuticula oder einer Zellmembran zu thun habe. Bezüglich des hinteren Drüsenabschnittes möchte ich die Frage dahin beantworten, dass die stets recht feine Membran noch mehr den Charakter einer Zellmembran besitzt, wie man vielleicht aus ihrem Verhalten gegen die Farbmittel schliessen darf, während die Intima des Behälters nach Art einer Cuticula „über die Grenze des Protoplasmas hinaus abgesondert" erscheint. Grössere Sicherheit hierüber könnte allerdings nur ein Studium der Entwicklungsge-

1) Selbst in den Fällen, in welchen es sich um Vorgänge handelt, welche durchaus den Charakter einer echten Cuticularisirung tragen, lässt sich die obige Definition nicht durchaus aufrecht erhalten. Das Chorion der Insecteneier legt sich ganz nach dem Typus der Cuticularbildungen an und doch findet man bei Insecten mit sehr dicker Eihülle, dass die Substanz des in Bildung begriffenen Chorions vom Zellplasma nicht unterscheidbar ist, sondern direct in diese übergeht. Man kann in diesem Falle nicht mehr von einer Ausscheidung sprechen, sondern hat es thatsächlich mit einer Umwandlung des Protoplasmas zu thun. Die anfangs sehr hohen Epithelzellen nehmen rapid an Umfang ab, indem sie schliesslich ganz flach werden. Ihre Zellsubstanz wird direct aufgebraucht. Ich konnte dies in den Ovarien einer grossen indischen Heuschrecke (*Cleandrus graniger Serv.*) bei Anwendung geeigneter Doppelfärbungen, welche das Zellplasma und das in Bildung begriffene Chorion different erscheinen liessen, deutlich beobachten. Aehnliche Angaben sind schon früher von Tullberg für den Hautpanzer der Arthropoden und die Schalen der Muscheln gemacht worden und werden neuerdings von Holmgren für verwandte Objecte bestätigt. F. E. Schulze beschreibt von den Epithelzellen des Filterapparates der Batrachierlarven eine Cuticula, welche sich gegenüber dem Protoplasma der Zellen nicht scharf abhebt, sondern eher in dieses übergeht, so dass also auch bei diesen Objecten einigermaassen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

schichte des ganzen Organs geben. Das Vorhandensein einer Cuticula an der einen Seite der Zelle würde übrigens die Auffassung der übrigen Grenzhaut als Zellmembran nicht beeinflussen.

Bei der Schwierigkeit, im einzelnen Falle zwischen einer Abscheidung und der Umwandlung einer peripheren Plasmaschicht zu unterscheiden, ist auch die Grenze zwischen Membran und Cuticula schwer zu ziehen. Unter einer Cuticula stellt man sich im Allgemeinen eine der Zelle einseitig anliegende und mit ihrem Plasma in Verbindung bleibende Schicht vor, während die Membran das Zellplasma allseitig umgiebt und sich auch von ihm abheben kann. Während die Membranbildung unabhängig davon erscheint, ob die Zelle einzeln oder mit anderen Zellen verbunden ist, pflegt der Cuticula eine Zellenverbindung (ein Epithel) zu Grunde zu liegen, an deren freier Fläche sie ihren Ursprung nimmt und welche sie meist continuirlich d. h. ohne eine den Zellgrenzen entsprechende Unterbrechung bekleidet. Die aneinander stossenden Zellwände können dabei durch eine Membran von einander getrennt sein, wie dies oben von den Zellen der Spinndrüsen gezeigt wurde oder aber in der Mehrzahl der Fälle der Membran entbehren.

In Bezug auf das Verhalten des mittleren Drüsenabschnittes, in welchem ich unter der starken Intima noch eine besondere Grenzhaut beschrieb, wird man die Frage aufwerfen müssen, ob die von einer Membran begrenzte Zelle ausserdem noch (d. h. über der Membran) eine Cuticula tragen könne. Mir erscheint dies nicht durchaus unmöglich. Wie die durch Verdichtung der Kern- bezw. Zellsubstanz entstandene Kernmembran zeitweise schwinden kann, um dann wieder von Neuem hervorzutreten, so wird man auch von der auf ähnliche Weise zu Stande gekommenen Zellmembran annehmen dürfen, dass sie unter Umständen in lebendiger Verbindung mit dem Zellplasma bleibt und indem sie nur eine dichtere Grenzschicht des Plasmas darstellt, eine Abscheidung cuticularer Substanz über sich dadurch ermöglicht. Darauf weist jedenfalls die Beschaffenheit der inneren Parthien des mittleren Drüsenabschnittes hin. Ich möchte jedenfalls nach meinen Befunden annehmen, dass hier wie im hinteren Drüsentheil die Zellen ringsum von einer an ihren einzelnen Parthien verschieden starken Zellmembran umgeben sind.

Die gemachten Angaben beziehen sich hauptsächlich auf die Spinndrüsen von *Pieris brassicae*, doch wurden auch andere Arten darauf hin untersucht. So fand ich die Zellmembranen in den Spinndrüsen von *Pieris rapae*, *Vanessa urticae*, *Papilio machaon*, *Sphinx euphorbiae*, *Phalera bucephala*, *Spilosoma fuliginosa*, *Acromycta psi* und *Mamestra pisi* ebenfalls auf. Da ich die Spinndrüsen der genannten Arten nicht einer so eingehenden Untersuchung unterzog, konnte ich nur im Allgemeinen feststellen, dass ihre Ausbildung eine ähnliche ist, wie sie für *Pieris brassicae* beschrieben wurde.

Die Frage nach der Funktion der Membranen in den Spinndrüsen der Raupen ist schwer zu beantworten. Es mag sein, dass dieselbe trotz der Feinheit der Membranen eine mechanische ist. Als stützendes Rohr dient jedenfalls im Drüsenbehälter die starke Intima und weiter nach hinten das Rohr der inneren Membran. Es lässt sich denken, dass die in einschichtiger Lage angeordneten, sehr umfangreichen Zellen um sie gegen einander zu befestigen und zusammen zu halten, noch einer anderen Stütze bedürfen, als sie die äussere Hüllhaut bildet. Die Membranen, welche die Innenfläche der Zellen bekleiden, dann senkrecht zu dieser zwischen den Zellen nach aussen streben, um sich hier wieder über die Aussenfläche der beiden benachbarten Zellen zu verbreiten, könnten trotz ihrer Feinheit einen solchen Halt schon gewähren und ein Verschieben der Zellen gegen einander verhindern. Obwohl die Zusammenfügung der letzteren an und für sich schon eine sehr zweckmässige ist und eine ziemliche Festigkeit des Drüsenschlauchs bedingt, wird diese durch das Vorhandensein der Membranen jedenfalls noch befördert.

Man kennt auch sonst im Thierreich Membranbildungen, welchen höchst wahrscheinlich ebenfalls eine derartige Bedeutung zukommt. Hierher sind die Zellmembranen zu rechnen, die man in der entodermalen Axe der Tentakel bei den Hydroidpolypen findet. Die soliden Arme der marinen Hydroiden bestehen aus der Ectodermschicht und einem entodermalen Axenstrang, welcher bei den einzelnen Arten eine etwas differente Lagerung der Zellen aufweist. Dieselben liegen entweder regelmässig wie die einzelnen Stücke einer Geldrolle hinter einander oder schieben sich unregelmässiger zwischen einander

hinein[1]). Man hat von einem entodermalen Bindegewebe gesprochen, welches diese Zellen bilden. Um die Zellmembran dieses eigenthümlichen Gewebes kennen zu lernen studirte ich sie bei einigen Hydroidpolypen (*Cordylophora lacustris, Tubularia larynx, Eudendrium racemosum).* Besonders stark fand ich die Membranen bei der erstgenannten Form, bei welcher sie F. E. Schulze schon vor Jahren genauer beschrieb. Ich kann mir nicht versagen, auf diese höchst interessanten Zellformen kurz einzugehen.

Wie F. E. Schulze dies bereits angab, sind die grossen Entodermzellen der Tentakel von *Cordylophora* in einer Reihe angeordnet und von einer Membran umgeben, welche sich sowohl gegen die benachbarten Theile als auch nach innen scharf abgrenzt (Fig. 40 u. 41). Ich wählte zur Darstellung solche Zellen, bei denen sich infolge der Vorbehandlung die Zellmembran etwas von der Stützlamelle gelöst und abgehoben hat. Bei Anwendung der Eisen-Hämatoxylin-Methode tritt hier die Membran sehr deutlich hervor. Durch sie wie auch durch die eigenartige Vertheilung des Protoplasmas, welches sich um den Kern und nach Art eines Primordialschlauches an die Zellmembran anlagert, zwischen welchen beiden Ansammlungen sich verbindende Stränge erstrecken, gewinnen die Zellen mehr den Charakter von Pflanzenzellen (Fig. 40 u. 41). Dies macht sich übrigens bei anderen Hydroidpolypen wie z. B. bei *Tubularia* in noch höherem Grade bemerkbar, indem das Protoplasma der Entodermzellen immer mehr zurücktritt und nur noch eine dünne Bekleidung der Zellwand bildet, worin auch nunmehr ganz wandständig gelagert der Kern gefunden wird. So verhalten sich z. B. die am Grunde der Tentakel gelegenen Entodermzellen von *Tubularia,* welche in ihrer Gesammtheit einem Pflanzenparenchym nicht unähnlich sind. Bei diesem Hydroidpolypen werden die Entodermzellen in den Tentakeln ziemlich flach. Ihre festen Membranen rücken infolgedessen näher an einander und die ziemlich eng an einander liegenden Scheidewände theilen das

1) Bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf die Arbeiten von F. E. Schulze, Jickeli, Hamann u. A., wo dieses entodermale Bindegewebe der Arme eine genaue Berücksichtigung erfährt.

Rohr in eine Menge schmaler Kammern. Die Natur dieser Zellen als Stütz- und Füllgewebe liegt in solchen Fällen ohne Weiteres auf der Hand. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die den Arm quer durchsetzenden Scheidewände ihm eine gewisse Festigkeit verleihen müssen. Da die Zellen dabei von Protoplasma fast entblösst sind, wird gleichzeitig die Geschmeidigkeit des Armes erhöht. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei anderen Hydroidpolypen, nur dass, wie erwähnt, die Form der Zellen eine verschiedene ist. So sind sie bei *Cordylophora* umfangreicher (Fig. 41), doch kann auch hier kaum ein Zweifel darüber herrschen dass sie die Festigkeit der Tentakel erhöhen.

Derartige feste Membranen scheinen im Thierreich nur selten vorzukommen, doch ist vielleicht auf diesen Punkt bisher noch weniger geachtet worden, wie man überhaupt den eigentlichen Zellmembranen im thierischen Körper stets nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt hat. Dies wird auch neuerdings von Waldeyer in seiner vorerwähnten allgemeinen Darstellung über die Zelle hervorgehoben, indem er die Membran als den am wenigsten sicher gekannten Bestandtheil thierischer Zellen bezeichnet. Er weist bei dieser Gelegenheit mit Recht darauf hin, wie wenig Beachtung die Zellmembran auch in den der Zelle gewidmeten allgemeinen und monographischen Werken gefunden hat[1]), was allerdings ebenfalls wieder auf die geringe Kenntniss, die man von ihr bis jetzt besitzt, zurückzuführen ist. Er selbst zählt verschiedene mit Membranen versehene Zellformen auf. Es sind nur wenige, und nicht einmal bei allen steht das Vorhandensein einer Membran wirklich fest. Ich möchte in dieser Hinsicht auf Waldeyer's eigene Darstellung verweisen.

Als echte Zellmembran darf man jedenfalls die Dotterhaut der Eier ansprechen, welche durch Verdichtung einer Randschicht des Eies entsteht und sich später von der Zelle abhebt[2]).

---

1) Eine etwas ausführlichere Darstellung erfährt dieser Gegenstand in dem Buche von R. S. Bergh über die Zelle.

2) Für die Eier der Insecten konnte ich eine derartige Bildungsweise der Dotterhaut beobachten und damit die entsprechend lautenden Angaben früherer Autoren bestätigen. Die Dotterhaut entsteht bei den genannten Thieren durch Erhärtung einer dünnen Randschicht des Dotters, welche anfangs wohl nach aussen, nicht aber nach innen scharf begrenzt ist, sondern hier zunächst noch in den Eidotter über-

Ebenso scheinen die Fettzellen eine deutlich ausgeprägte Membran zu besitzen. Für eine Membran hält man auch das Sarcolemm der Muskelzellen, obwohl Waldeyer dessen Membrannatur nicht als zweifellos sicher gelten lässt. Noch weniger und wohl mit Recht sieht er die Kapsel der Knorpelzellen als eine Membranbildung an, desgleichen die festere Rindenschicht der rothen Blutkörperchen. R. S. Bergh führt in seinen Vorlesungen über die Zelle ausser einigen der hier genannten Zellenarten als membrantragende Zellen noch diejenigen der Chorda dorsalis bei den Wirbelthieren bezw. bei deren Embryonen und die schon vorher besprochenen entodermalen Tentakelzellen der Hydroidpolypen auf. Bei einer umfassenderen Durchsicht der histologischen Literatur möchte sich die Zahl der membranführenden thierischen Zellenarten leicht vermehren lassen, aber im Ganzen muss man zugeben, dass diesen Bildungen bisher noch wenig und fast gar keine Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Aus diesem Grunde schienen mir die Beobachtungen über die Zellmembranen in den Spinndrüsen mittheilenswerth. Wesentlich Neues über die Natur der Zellmembranen im thierischen Körper vermag ich allerdings nicht beizubringen, denn aus den zwar recht auffallenden Färbungsdifferenzen, gegenüber dem Verhalten des Protoplasmas, bestimmte Schlüsse zu ziehen, halte ich mich nach den geringen Erfahrungen nicht für berechtigt.

Von besonderem Interesse müsste es sein, bei dem mit echten Zellmembranen versehenen Zellen die erste Anlage und weitere Ausbildung derselben kennen zu lernen. Bekanntlich wird die pflanzliche Zellmembran auf die sog. Zellplatte zurückgeführt, welche bei der karyokinetischen Theilung nach dem Auseinanderweichen der Tochterplatten zwischen diesen auftritt. Indem in der Mitte zwischen den beiden Tochterplatten deren Verbindungsfäden körnig anschwellen, entsteht die Zellplatte; diese wird dadurch, dass die Körnchen sich mit einander vereinigen, zur trennenden Scheidewand zwischen den Tochterzellen und dadurch zur Anlage der Cellulosemembran, die von hier aus ihre Entstehung nimmt. Nun kommt in den Theilungsstadien gewisser thierischer Zellen ebenfalls die Zellplatte und

---

geht. Später tritt auch eine innere Grenzlinie auf, und als heller Saum hebt sich nunmehr die Dotterhaut vom Eikörper ab (Nr. 13, p. 237).

zwar in recht deutlich ausgeprägter Weise vor. Sie ist, wenn auch nicht allzuhäufig, so doch in recht verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs gefunden worden[1]). Bei den Einzelligen wurde ihr Vorhandensein von R. Hertwig festgestellt. Carnoy fand sie bei Distomeen, E. van Beneden bei *Dicyemiden* und bei Nematoden, Carnoy, Blochmann, Prenant, Heider, Henking, u. A. beobachteten sie bei Arthropoden, bei denen sie überhaupt häufiger vorzukommen scheint, Flemming entdeckte sie bei den Wirbelthieren, bei welchen sie bis hinauf zu den Säugethieren auch von anderen Beobachtern wieder aufgefunden wurde. Aus den genannten und anderen Angaben durfte mit Recht der Schluss gezogen werden, dass die Zellplatte auch im Thierreich eine allgemeine Verbreitung besitze, wie dies schon früher von Carnoy und neuerdings wieder von Flemming ausgesprochen wurde.

Bereits aus der älteren, recht eingehenden Darstellung von Carnoy ergab sich, dass die Zellplatte in einer den Vorgängen bei der Theilung pflanzlicher Zellen nicht unähnlichen Weise sich über den Bereich der Verbindungsfasern hinaus weiter in das Zellplasma und bis an den Rand der Zelle erstrecken kann, so dass sie eine thatsächliche Grenzlinie zwischen den nunmehr entstandenen beiden Zellen darstellt. Wenn dann an dieser Stelle bald nachher eine Membran sich vorfindet, wie es aus Carnoy's Darstellung hervorzugehen scheint, so würde damit der Uebergang der Zellplatte in die Zellmembran ohne Weiteres gegeben sein. Carnoy stellte fest, dass sich die Zellplatte in zwei parallel gelagerte Platten theilen kann, welche Beobachtung von Henking bestätigt und dahin ergänzt wurde, dass in diesem Falle wohl eine vollständige Trennung der Zellen einträte. Man müsste also annehmen, dass aus der Zellplatte nicht nur eine zwei Zellen gemeinsame Scheidewand, sondern wenn diese

1) Genauere Literaturangaben finden sich in den citirten Arbeiten Flemming's (Nr. 5 u. 6). Bezüglich der oben angeführten Arbeiten von Blochmann, Henking u. Heider sei erwähnt, dass letzterer die Zellplatte im Blastoderm von *Hydrophilus* beobachtete, wo sie schon diejenige Stellung einnimmt, welche später die Scheidewand zeigt. Henking und Blochmann fanden die Zellplatte an den Spermatocyten bzw. bei der Richtungskörperbildung von Insecten, wo sie besonders Henking genauer studirte.

sich trennen, für jede derselben die Anlage einer Membran hervorgehen kann.

Wie die soeben besprochene Darstellung von Carnoy, zeigt auch diejenige Flemming's, dass die Zellplatte da liegt, wo später die Scheidewand beider Zellen gefunden wird, ja sie ist noch erkennbar, wenn letztere schon vorhanden ist. Beide Forscher sind also durchaus berechtigt, dieses Gebilde als ein Aequivalent, oder, wie Flemming es auch nennt, als ein Rudiment der bei den Pflanzen so wohl entwickelten Zellplatte anzusprechen. Die Vermuthung liegt nahe, dass bei thierischen Zellen mit einer gut ausgebildeten Zellmembran diese aus der während der Theilung auftretenden Zellplatte hervorgeht. Es käme also darauf an, die Mitosen und deren Folgestadien bei solchen Zellen zu untersuchen.

Literatur.

1. R. S. Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers. Wiesbaden 1894.
2. L. Blanc, Étude sur la sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bave dans le Bombyx mori. Lyon 1889. (Diese Arbeit ist mir bisher nicht zugänglich gewesen.)
3. F. Blochmann, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift des naturhist.-med. Vereins. Heidelberg 1886.
4. J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les arthropodes. La Cellule T. I.
5. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd. 1891.
6. Derselbe, Bericht über die Zelle. Ergebn. der Anat. u. Entwickl. I. u. III. Bd. Wiesbaden 1892 u. 94.
7. G. Gilson, La soie et les appareils séricigènes. I Lépidoptères. II Trichoptères. La Cellule T. VI u. X.
8. O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jena 1882.
9. K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.
10. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. u. III. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 51 u. 54, 1891 u. 92.

11. E. Holmgren, Studier öfver Hudens och de Körtelartade hudorganens morfologi hos skandinaviska Makrolepidopterlarver. Svenska Vetenskaps Akadem. 1894.
12. C. Jickeli, Der Bau der Hyroidpolypen. Morph. Jahrbuch 8. Bd. 1883.
13. E. Korschelt, Zur Bildung der Eihüllen etc. bei den Insecten. Nova Acta Leop. Carol. Ak. Bd. 51, 1887.
14. F. Leydig, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
15. F. E. Schulze, Ueber cuticulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Archiv. f. mikroskop. Anat. 5. Bd. 1869.
16. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig 1871.
17. Derselbe, Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Mitth. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1892.
18. W. Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschrift. Leipzig 1895.
19. C. v. Wistinghausen, Ueber Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII u. XXVIII.

Tafel XXVII.

Fig. 28. Theil eines tangentialen Schnittes durch drei aneinander stossende Zellen der Spinndrüsen von *Pieris brassicae*, um die Art ihrer Begrenzung zu zeigen, *m* Zellmembran. Sublimat. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 29. *Pieris brassicae*. Theil eines Längsschnittes der Spinndrüse, der zwei Drüsenzellen in der Nähe ihrer äusseren Begrenzung zeigt und ihre Abgrenzung durch eine feine Membran (*m*) erkennen lässt, die sich auf den Aussenrand der Zelle fortsetzt, *ah* äussere Hüllhaut („Tunica propria"), *k* Theile der Kerne. Sublimat. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 30. *Vanessa urticae*. Tangentialer Schnitt durch die Spinndrüse, welcher drei Drüsenzellen an der Stelle zeigt, wo sie zusammenstossen. Die Zellen sind etwas auseinander gewichen und lassen zwischen sich (in den so entstandenen Spalten) die zarte Membran (*m*) erkennen. *k* Theil des Kernes. Sublimat. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Tafel XXVIII.

Fig. 36—39. *Pieris brassicae.*

Fig. 36. Theil eines tangential geführten Schnittes durch die Spinndrüse, welcher vier aneinander stossende Zellen zeigt. Das Zellplasma (*pl*) ist violett, Makro- und Mikrosomen des Kernes (*k*), sowie die Kernmembran (*km*) und die Zellmembran (*m*) sind roth gefärbt. Sublimat. Bordeaux R., Thionin, Orange. Comp. Oc. 6 Hom. Imm. Ap. 2,0.

Fig. 37. Ein ebensolcher Schnitt. Das Zellplasma ist orangefarben, die Zellmembran (*m*), die Kernmembram (*km*), sowie Makro- und Mikrosomen des Kerns (*k*) sind blau gefärbt. Sublimat. Thionin, Orange. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 38. Theil eines Längsschnittes durch den mittleren Abschnitt der Spinndrüse, welcher zwei aneinander stossende Zellen zeigt. Das Zellplasma und das cuticulare Innenrohr (*int*) sind orangefarben, Makro- und Mikrosomen der Kerne (*k*), die Zellmembran (*m*) und die äussere Hüllhaut (*ah*) sind blaugefärbt; *sc* Subcuticularschicht, *secr* Secretcylinder. Sublimat. Thionin, Orange. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 39. Theil eines Querschnittes durch den hinteren Abschnitt der Spinndrüse, welcher die gleiche Färbung zeigt wie die beiden vorhergehenden Figuren. *ah* äussere Hüllhaut, *k* Theile der Kerne, *m* Zellmembran, m_1 Membran, welche die Innenfläche des Drüsenschlauchs bekleidet, *sc* Subcuticularrohr, *secr* Mantel des Secretcylinders, welcher den Innenraum des Drüsenschlauchs erfüllt. Sublimat. Thionin, Orange. Zeiss Comp. Oc. 4 Hom. Imm. Ap. 2,0 mm.

Fig. 40 u. 41. Theile eines Quer- und eines Längsschnittes durch Tentakel von *Cordylophora lacustris*. *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* Zellmembran, *sl* Stützlamelle. Im Ectoderm liegen die sehr dunkel gefärbten Nesselkapseln. Das Protoplasma erstreckt sich in einzelnen Strängen durch die Entodermzellen und bildet in der Umgebung des Kernes eine stärkere Anhäufung. Eisen-Hämatoxylin-Färbung. Comp. Oc. 6 Hom. Immers. Ap. 2,0 mm.

Beitrag zur feineren Structur des Integumentes der Hatteria punctata.

Von

Gakutaro Osawa aus Japan,
z. Z. im anatom. Institut zu Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel XXIX.

Während das Integument verschiedener Reptilienarten von vielen Forschern bereits eingehend untersucht worden ist, existirte eine Zeit lang über dasjenige der Hatteria nur eine kleine Bemerkung Dr. Günthers (18), welche folgendermaassen lautet: „Non part of the cutis contains any ossification. There are no cutaneous glands in any part of the body, except the pair of large anal glands, which may be more properley described with the organs of propagation. So called femoral and praeanal pores are entirely absent, with the subcutaneous follicles.“ Im Weiteren weist der Autor auf Dr. Gray's Arbeit hin, die ich aber leider nicht zu Gesicht bekommen konnte. Ihm folgte dann Iwoff (19) und erst im letzten Jahre hat Prof. Dr. Maurer (20) in seiner Arbeit „Die Epidermis und ihre Abkömmlinge“ das vorliegende Object berührt. Obwohl die von den beiden letztgenannten Forschern gegebenen Schilderungen sehr ausführlich sind, so können sie doch nicht als erschöpfend bezeichnet werden, und so wird es wohl der Mühe lohnen, nochmals auf dieses Thema einzugehen.

Herrn Prof. Dr. Wiedersheim[1]), der so freundlich war, mir nicht nur das seltene Material zur Verfügung zu stellen, sondern mir auch in jeder Hinsicht erfolgreiche Unterstützungen zu geben, spreche ich hier meinen verbindlichsten Dank aus.

Das von mir untersuchte Thier hatte eine Körperlänge von 45 cm und einen Bauchumfang von 20 cm, war zuerst in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und in Alkohol aufbewahrt.

1) Herr Prof. Wiedersheim erhielt das betreffende Material von Prof. Jeffery Parker in Otago (Dunedin, Neuseeland), zum Geschenk.

Die ganze Haut war beschuppt und in der Mittellinie der Rückenseite mit einer Reihe von Stacheln versehen. Die Schuppen der dorsalen und der seitlichen Fläche sowohl des Körpers als auch der Extremitäten sind schmutzig bräunlich, während diejenigen der ventralen Seite beinahe weiss aussehen; die letzteren haben namentlich im Bereich der Brust und des Bauches mehr oder weniger quadratische Form und dachziegelförmige Anordnung und erlangen eine maximale Grösse von ca. 0,5□cm, um dann cephalo-, caudal-, sowie seitwärts allmählich kleiner zu werden. Die bräunlichen Schuppen sind dagegen viel unregelmässiger gestaltet und angeordnet und im allgemeinen viel kleiner.

Sowohl die Schuppen als auch die Stacheln werden durch die Erhebungen der Lederhaut gebildet.

Was die Eintheilung der Epidermis der Reptilienhaut in Einzelschichten betrifft, so sei hierüber Folgendes erwähnt.

Kerbert (8), Batelli (9) und Todaro (12) haben die Epidermis verschiedener Reptilien eingetheilt in:

I. Stratum corneum
- a) Stratum epitrichiale (Kerbert und Batelli)
  S. Strato esterno della pellicola epidermica (Todaro)
- b) Stratum granulosum superius (Kerbert und Batelli)
  S. Strato interno della pellicola epidermica (Todaro)
- c) Stratum corneum compactum (Batelli und Todaro)
- d) Stratum corneum relaxatum (Batelli und Todaro).

II. Stratum intermedium
- e) Stratum lucidum
- f) „ granulosum inferius } Batelli.

III. Stratum Malpighii
- g) Stratum dentatum
- h) „ cylindricum } Batelli.

In der Epidermis der Hatteria hat Inoff (19) 4 Schichten unterschieden, und sie sind:

1. Stratum corneum
2. „ granulosum
3. „ dentatum
4. „ cylindricum.

Nach Maurer (20) zerfällt sie in:

1. Oberhäutchen
2. Stratum corneum

3. Stratum intermedium
4. „ profundum S. plasmaticum.

Ich möchte aber die folgende Eintheilung der Hautschichten der Hatteria für zutreffend erklären (vgl. Fig. 1):

I. Epidermis
a) Stratum corneum
b) „ intermedium
c) „ mucosum S. Malpighii.
II. Cutis
d) Stratum limitans superius
e) „ „ inferius
f) Tela subcutanea.

Dass diese meine Eintheilung mehr der Wirklichkeit entspricht, als die von den oben erwähnten Autoren befolgten Eintheilungssysteme, wird aus der Schilderung der einzelnen Schichten, die ich hiermit folgen lasse, deutlich hervorgehen.

I. Epidermis.

a. Stratum corneum (Fig. 1 *a*, 2, 3 u. Fig. 6 *a*).

Die Dicke dieser Schicht variirt nach verschiedenen Gegenden des Körpers; im Allgemeinen kann man sagen, dass sie auf der dorsalen Seite mächtiger ist, als auf der ventralen, so ist sie z. B. dick in der Haut, die die Rückenstacheln bildet und dünn in derjenigen der Bauchschuppen. Sie setzt sich aus mehreren Reihen von Zellen zusammen, welche im Profil stark abgeplattet und in der Flächenansicht polygonal erscheinen. Sehr viele von ihnen sind mit dunklen Pigmentkörnern beladen und sehen dann spindelförmig in der Seiten- und polygonal in der Flächenansicht aus. Bei allen Zellen, jedoch mit Ausnahme von pigmentirten, sind die Kerne sehr undeutlich, sogar unsichtbar (Fig. 3); diejenigen der pigmentirten aber lassen sich durch die sie umlagernden Pigmentkörner erkennen, obwohl sie durch Farbstoffe nicht gut gefärbt werden können. Die Zellen werden nach der Oberfläche der Haut zu immer flacher und gehen zuletzt in solche Formen über, die ganz platt, kernlos und so dicht zusammengefügt sind, dass sie eine homogene Lamelle vortäuschen. Eine solche Lamelle wurde bei anderen Reptilien von Leydig (2, 3, 4) für eine specifische Membran cuticularer Natur erklärt, und ihm

schloss sich auch Cartier (11) und Wolff (17) an; dagegen stellte Schultze (7) das Vorkommen der Cuticula bei Reptilien ganz in Abrede und Kerbert (8) und Todaro (12) behaupten, dass sie aus Zellen zusammengesetzt ist. Maurer (20) lässt sein Oberhäutchen aus sehr kleinen, mit schrägen, gradlinigen Grenzen aneinander schliessenden Hornschüppchen bestehen. Ich muss die letzteren Ansichten theilen, weil ich beobachtete, dass sie selbst bei meinem Spirituspräparat durch Behandlung mit Silbernitrat polygonale Zeichnungen darbot (Fig. 2) und durch lange Maceration in Kalilauge in zellige Elemente zerfiel. Das Silberbild, welches an die von Leydig so genannte Sculptur erinnert, scheint jedoch nicht etwa durch aufgeworfene Zellränder, wie Kerbert meint, oder durch Erhebungen oder Cilien, wie es nach Todaro bei anderen Reptilien der Fall ist, bedingt zu sein, sondern echte Zellgrenzen darzustellen und kann somit für gleichwerthig erklärt werden mit demjenigen Bild, welches Blanchard (15) bei Iguana tuberculata in „la couche externe de la pellicule epidermique“ [1]) beschrieben hat.

Diejenigen Zellen der Hornschicht, welche unterhalb der oben genannten liegen, wurden von Leydig als Zellen mit fettartigen Körnern, von Kerbert als Körnerzellen und von Todaro als Zellen des „Strato interno della pellicola epidermica“ bezeichnet. Nach dem letztgenannten Forscher sollen sie nur eine Reihe bilden und sich durch Reagentien isoliren lassen, oder auch ohne dieselben auf den Spitzen von Tuberkeln oder Granula deutlich sichtbar sein. Sie sind fünf- oder sechseckig, haben bläschenförmige Kerne und keine Membran. Auf den „Macchie cutanei nere“ sind sie dunkel-, auf den „Macchie gialle“ dagegen fein granulirt. Auf der Schuppe des Unterkiefers oder des Bauches sind sie polygonal, mit oder ohne Kerne, nicht granulirt, aber verhornt. Mit Maurer möchte ich sagen, dass es sich hier offenbar um die oft mit Pigment beladenen Zellen der Hornschicht handelt. So habe ich die Haut verschiedener Gegenden vorsichtig in Lamellen gespalten, um sie von der Fläche zu betrachten; andererseits aber habe ich auch jedesmal

1) S. 5: . . . la couche externe de la pellicule épidermique montre partout à sa surface des contours polygonaux très-délicats et très-reguliers . . .

Querschnitte aus demselben Stücke genommen, um zu controliren, welche Schichte abgespalten ist. Da sah ich erst ein, dass die abgespaltene Lamelle, welche bei der Flächenansicht eine ganz dünne, einfache Lage darzubieten schien, im Querschnitt zusammengesetzt war, aus mehreren Schichten von Zellen, welche sich nicht mehr weiter von einander trennen liessen. Das Bild, welches Todaro als solches des „Strato interno“ angegeben hatte, konnte ich überhaupt im Bereich des Stratum corneum nicht finden, sondern erst im folgenden Stratum intermedium. So stellt die Figur 4 ein solches Bild der genannten Zellen aus dem Stratum intermedium dar und man sieht ganz deutlich polygonale fein granulirte Zellen mit Kernen, wie sie Todaro's Beschreibungen entsprechen. Im Uebrigen ist es mir nicht recht verständlich, dass die Zellen des „Strato interno“ Todaro's so deutliche Kerne aufweisen, während sie in den unteren, also jüngeren und weniger veränderten Zellen seines „Strato compatto“ und „rilassato“ von ihm nur manchmal gesehen worden sind, ja zuweilen so undeutlich, dass er sie nur Kernreste nannte.

Es muss also bei der Hatteria das sogenannte Stratum epitrichiale und das Stratum granulosum ganz aus dem Spiel bleiben, weil sie keine selbständige Schichten ausmachen. Bemerken will ich noch, dass man zuweilen getäuscht wird, wenn man eine in Abstossung begriffene Haut zur Untersuchung bekommt; denn da findet man ausser der eigentlichen Hornschicht auch noch eine oder zwei Schichten alter Epidermis, die genau dasselbe Bild darbieten, wie es von Leydig[1]) (14) vom „Natterhemd“ beschrieben worden ist. Dass man ihnen aber keine originelle Stellung zumuthen darf, versteht sich von selbst.

Die weitere Eintheilung der Hornschicht in das Stratum compactum und das Stratum relaxatum könnte man noch beibehalten, wenigstens insoweit, als es dabei auf die Anordnung der Zellen ankommt; nothwendig erscheint mir aber jene Eintheilung nicht, weil die Elemente beider Schichten sich nicht unterscheiden.

---

1) S. 12: . . . mehrere Zellschichten, von denen die älteren kernlose Plättchen darstellen, während die jüngeren theilweise noch mit Kernen versehen sind. Auch Zellen mit etwas Pigment können unter den abgestossenen sein.

b) Stratum intermedium (Fig. 1 *b*, Fig. 4, Fig. 6 *b*).

Als solches bezeichne ich diejenige Schicht, die aus mehreren Reihen von Zellen besteht, welche im Profil ganz abgeplattet und mit strichförmigen Kernen versehen sind, während sie in der Flächenansicht eine polygonale, fein granulirte und gezähnelte Form mit deutlichen runden oder ovalen Kernen aufweisen. Die Elemente dieser Schicht zeichnen sich ferner durch besondere Reaction gegen Farbstoffe aus. So färben sie sich z. B. durch Picrocarmin röthlich und stechen von den gelbgefärbten Zellen des Stratum corneum und von den ganz rothen des folgenden Stratum mucosum sehr scharf ab. Auch bei der Anwendung anderer Farbstoffe tritt ein ähnlicher Contrast immer deutlich hervor.

Dass diese Zellen an diejenigen des „Strato interno della pellicola" Todaro's sehr erinnern, wurde schon oben erwähnt.

Die Eintheilung dieser Schicht in das Stratum lucidum und das Stratum granulosum scheint bei der Hatteria nicht nöthig zu sein. Batelli hat auch bei anderen Reptilien ihr constantes Vorkommen in Abrede gestellt. Nach Maurer besteht sein Stratum intermedium aus einer einzigen Lage von abgeplatteten Zellen, in welchen er einen peripheren stark lichtbrechenden homogenen und einen centralen hellen, mit glashellen Tröpfchen erfüllten Theil unterscheidet, in welchem letzteren ein bald normal gestalteter und tingirbarer, bald geschrumpft und blass ausschender Kern enthalten ist. Mir ist es aber leider nicht geglückt, solche Zellen aufzufinden. Auch Kerbert's Aeusserung, dass das Stratum lucidum bei der Häutung mit abgestossen wird, lässt sich in Bezug auf die Hatteria nicht gut denken, vorausgesetzt, dass mit seinem Stratum eine Unterabtheilung des in Rede stehenden Stratum intermedium gemeint ist; denn dasselbe besteht aus verhältnissmässig noch jungen Zellen, welche, wie es mir scheint, noch nicht reif genug sind, um abgestossen zu werden.

c) Stratum mucosum S. Malpighii (Fig. 1 *c*, Fig. 5, Fig. 6 *c*).

Die Zellen dieser Schicht bilden zahlreiche (bis 10 und noch mehr) übereinander liegende Lagen je nach verschiedenen Körperstellen; so sind die Lagen am schwächsten in der Haut

des Rückenstachels (2—3 Lagen) und am stärksten in derjenigen der Beugeseite der Finger und Zehen, sowie in der Hand- und Fussfläche (8, 9, 10 und noch mehr Lagen) (Fig. 6 *c*). Diejenigen der anderen Körpertheile nehmen eine Mittelstellung ein.

Zu unterst, also direct auf der Cutis, sitzt eine Lage von typischen Cylinderzellen und auf diese folgen zwei bis drei Lagen von spindelförmigen Zellen, welche aber nur in der dicken Epidermis, wie z. B. in der Fingerhaut vorzukommen pflegen. An den dünneren Hautstellen fehlen diese. Die beiderlei Arten von Zellen sind senkrecht zur Hautoberfläche angeordnet, stehen so dicht beisammen, dass es fast den Eindruck erweckt, als wären sie von beiden Seiten mechanisch zusammengeschoben, und verleihen dadurch diesem Theil des Stratum Malpighii einen ziemlich soliden und festen Character. Auf dieser Spindelzellenschicht folgen weiter noch zwei oder drei Reihen von polygdrischen Elementen, die ebenfalls an den dünneren Epidermisstellen reducirt sind. Zuletzt schliessen sich dann eine oder zwei Schichten abgeplatteter Zellen an. Sämmtliche Zellen sind allseitig gezähnelt, haben fein granulirtes Protoplasma und einen der Zellform entsprechenden deutlichen Kern (Fig. 6).

Entgegen Kerbert's Angabe, dass bei Reptilien Riff- und Stachelzellen fehlen, haben Todaro u. A. ihr Vorkommen mit Bestimmtheit nachgewiesen. Todaro und Iwoff (19) vermochten sogar auch an der Basis der Cylinderzellen die Zähnelung nachzuweisen. Gerade über diese Zellen will ich nebenbei bemerken, dass sie keineswegs die Form eines Cylinders besitzen, sondern dass sie eher einer vielkantigen Säule ähneln, die, wie meine Figur 5 und 8 es deutlich zeigen, im Querschnitte ein polygonales und gezähneltes Aussehen darbieten. Vielleicht würde man sie passender als Palissadenzellen bezeichnen. Iwoff unterscheidet in diesem Stratum Malpighii drei Schichten. Die erste, die er Stratum cylindricum nennt, besteht aus einer Lage hoher Cylinderzellen, die zweite (Strat. dentatum) aus 1—2 Lagen runder Zellen mit feinen Fortsätzen an den Seiten und die dritte (Strat. granulosum) endlich ist zusammengesetzt aus platten körnigen Zellen. Auch Maurer kommt nicht weiter; er führt als die Bestandtheile seines Stratum plasmaticum nur eine basale Cylinderzellenlage und darüber 1—2 Lagen abgeplatteter, völlig protoplasmatischer Zellen. Diejenige Schicht, die Iwoff als

Stratum granulosum bezeichnet, lässt er seinem Stratum intermedium angehören und kommt über weitere Eigenthümlichkeiten nicht zu sprechen. Ich kann annehmen, dass ihm eine ungeeignete Stelle zur Untersuchung vorgelegen hat. Schliesslich will ich noch erwähnen, dass man im Stratum Malpighii sehr oft dunkel pigmentirte Zellen und desgleichen Ausläufer findet, die eigentlich ihren Sitz in der Cutis besitzen.

II. Cutis (Fig. 1 *d*, *e*, *f*.)

Die Cutis besteht hauptsächlich aus Pigmentzellen, Bindegewebe mit begleitenden Blutgefässen und Nerven und bildet kleine oder grosse Hervorragungen, Papillen, welche Grundlage für die Bildung von Schuppen und Stacheln liefern. Ihr Bau weist keine Abweichungen auf von den Befunden, die Leydig und andere Forscher bereits bei anderen Reptilien beschrieben haben. Nach Batelli's Vorgang kann man, wie oben erwähnt, die Cutis in folgende Schichten eintheilen:

Stratum limitans superius
" " inferius
Tela subcutanea.

Das Stratum limitans superius (Fig. 1 *d*) wird zusammengesetzt aus feinen Bindegewebsfasern, die einander kreuzen und unregelmässig verlaufen, kurz den Charakter des lockeren Gewebes aufweisen. In ihm sind Pigmentzellen eingeschlossen. Dieselben kommen in zwei Formen vor. Die Zellen der einen Art sind klein, fein verzweigt und haben Pigmentkörner, welche im auffallenden Licht weiss und im durchfallenden bräunlich erscheinen. Sie liegen fast ausschliesslich im Stratum limitans superius unmittelbar unter der Epidermis und bedingen theilweise die weisse Farbe der Schuppen, die auch vom Mangel der pigmentirten Zellen des Stratum corneum der Epidermis abhängt. So bilden sie z. B. in der weissen Bauchschuppe eine ununterbrochene Lage unter der Epidermis, die schon mit blossem Auge gesehen werden kann. Die anderen Pigmentzellen sind viel grösser als die ersteren, mit ganz dunklen Pigmentkörnern beladen und verzweigen sich auch vielseitig. Auch sie liegen vorwiegend in dem Stratum limitans superius, kommen aber sonst noch in den unteren Schichten vor. Maurer nennt diese Schicht subepider-

moidale Schicht; sie wird durch die Einlagerung der Chromatophoren zu einem Stratum pigmentosum.

Das Stratum limitans inferius (Fig. 1 *e*) macht den Haupttheil der Cutis aus und besteht aus gröberen Bindegewebszügen, die in wage- und senkrechter Richtung angeordnet sind. Unter den wagerecht verlaufenden Zügen kann man zwei Arten unterscheiden; einmal laufen die Züge in der Richtung von rechts nach links und dann wieder von vorn nach hinten (Fig. 1 *e*, *b. h.*$_1$, *b. h.*$_2$). Die senkrecht angeordneten Züge steigen von unten nach der Oberfläche auf und strahlen mit sammt den anderen Zügen in das Stratum limitans superius aus (Fig. 1 *e*, *b. s*).

Tela subcutanea (Fig. 1 *f*). Hier sind die Bindegewebsfasern wieder etwas feiner und verlaufen vorzugsweise horizontal. Fettgewebe, gröbere Blutgefässe und Nerven finden sich in dieser Schicht zahlreich. Die Arterienstämme dieser Schicht geben zahlreiche Seitenäste ab, welche die oben liegenden Bindegewebsschichten durchsetzend nach den Cutispapillen hinstreben und hier, nachdem sie etwa die mittlere Höhe derselben erreicht haben, sich in verhältnissmässig weitmassige und gröbere Capillarnetze auflösen. Zwischen den Papillen sieht man nur spärliche Gefässzweige, welche nur die Communication der Capillarnetze der benachbarten Papillen vermitteln (Fig. 9 u. 10).

Hautdrüsen fehlen ganz, ebenso lymphoides Gewebe; auch von den Femoraldrüsen der Lacertilier ist nichts nachzuweisen.

Knochengewebe fehlt nach Günther, wie schon oben citirt, ganz in der Haut der Hatteria, wurde aber von Iwoff ausschliesslich in dem Kamm des Schwanzes gefunden. Es soll sich hier um kleine rundliche oder ovale Knochenplatten handeln, deren grösserer Durchmesser 0,3 mm und der kleinere 0,24 mm lang ist. An zahlreichen Schnitt- und Zupf-Präparaten, die ich aus vielen Schwanzstacheln gemacht habe, konnte ich jedoch keine Spur von Verknöcherung nachweisen.

Sinnesorgane der Haut.

Es war Leydig (2, 3), der bei den deutschen Reptilienarten ein besonderes Sinnesorgan beschrieben hat. Er fand nämlich bei der glatten Natter (Coronella laevis) einen rundlich ovalen Knopf oder Ballen kleiner Zellen in der Tiefe der Epidermis, umgeben von kreisförmig angeordneten Epidermis-

zellen. Dieses Organ scheint nach oben, der Hautoberfläche zu offen und nach unten, der Cutis zu mit Nervenfasern verbunden zu sein. Bei der Blindschleiche (Anguis fragilis) fand er dann im Innern des becherförmigen Hohlraumes einen zelligen Innenkolben, der mittelst eines Stieles mit den darunter liegenden Nervenfasern in Zusammenhang steht. Auch bei der Eidechse kommt ein solches Gebilde vor und zwar vorwiegend im Bereich des Kopfes. Bei den Geckotiden sah Cartier (11) einen Fortsatz der Cutis in einen cylindrischen Kanal der Epidermis hineingehen. Eine ähnliche Schilderung gab auch Braun (14); es gelang diesem Forscher nämlich, in den Schnitten der Haut des Unterkiefers kolbenförmige feinkörnige Organe zu erkennen, die an die hellen Flecke der Haut herantreten und nach unten mit Nervenfasern zusammenhängen. Genauer wurde das Organ aber von Todaro (12) beschrieben, und zwar sowohl bei Ascalaboten als auch bei Ophidiern. Es besteht aus zwei Theilen, aus dem Aussenkanal und dem Innenkörper; die Zellen der Kanalwendung sind modifirte Epidermiszellen, während diejenigen des Innenkörpers Sinneszellen darstellen, die sich nach unten mit Nervenfasern verbinden und nach oben in feine Cilien auslaufen. Das ganze Organ ist nach dem genannten Autor nach aussen mittelst der Hornschicht vollständig geschlossen. Ganz anderer Meinung ist Merkel (16), welcher behauptet, dass innerhalb der Cutispapillen Tastzellengruppen vorhanden seien und hält diejenigen Zellen, die auf der Papille stehen, einfach für modificirte Epidermiszellen. Maurer (20) war der erste, der ein ähnliches Organ bei Hatteria entdeckt und genau beschrieben hat; er nennt es ein Hautsinnesorgan epidermoidaler Natur.

Hieran will ich auch meine Befunde anschliessen, die ich bereits vor Erscheinen der Maurer'schen Arbeit gemacht und die ich schon im letzten Spätjahr Herrn Professor Wiedersheim und Keibel demonstrirt hatte.

Ich halte es für um so angezeigter, dieselben jetzt der Oeffentlichkeit zu übergeben, als sie in mancher Hinsicht von den Angaben Maurer's abweichen.

Was nun das Vorkommen dieser Organe betrifft, so scheinen sie nicht nur im Bereich des Kopfes und des Rumpfes vorzukommen, sondern sie finden sich auch an den Extremitäten, wie

z. B. in der Haut des Oberschenkels, der Finger und der Zehen. Ihre Anzahl und ihr Sitz hängen von der Grösse und der Form der Schuppen ab. So findet man sie auf einer kleinen Schuppe meistens je zu 1 und auf einer grösseren je zu 3 oder noch mehr. Auf einer kleinen platten Schuppe wie z. B. des Kopfes und der Extremitäten haben sie ihren Sitz in der Mitte oder am Rand derselben, auf den kleinen spitzen Schuppen des Rückens gewöhnlich an der Spitze selbst und bei den grossen platten Bauchschuppen findet man sie vorwiegend am hinteren Rand derselben. Auch ihre Ausbildung variirt nach den verschiedenen Körperstellen; so sind sie im Bereich des Kopfes besser entwickelt als an anderen Stellen. Da Maurer gerade eine primitive Form zu seiner Schilderung genommen hat, so will ich hier die Beschreibung eines besser ausgebildeten Organes folgen lassen.

An der betreffenden Stelle ist das Stratum corneum verdünnt und zeigt eine kleine Vertiefung oder Delle, die makroskopisch nur als ein dunkler Punkt erscheint.

Das Organ liegt in der Tiefe der Epidermis zwischen den Zellen des Stratum Malpighii und direct auf der Cutispapille, die sich in den Bereich dieses Stratum emporwölbt. Ueber dem Organe ziehen eine oder zwei dünne Schichten der abgeplatteten Zellen des Stratum Malpighii, darauf eine mächtige Lage der für das Stratum intermedium charakteristischen Zellen, und zuletzt folgt ein dünner Ueberzug der Hornschichtzellen, wodurch das Organ nach aussen vollständig abgeschlossen wird. Lateralwärts liegen auch die Zellen des Stratum Malpighii und bilden gewissermaassen die Seitenwand desselben (Fig. 7).

Das Organ selbst (Fig. 7 u. 8) besteht aus einer gebogenen Reihe von Palissadenzellen, welche im Querschnitt polygonal und gezähnelt erscheinen, wie diejenigen des Stratum Malpighii; sie unterscheiden sich aber von den letzteren durch ihre bedeutendere Grösse und ihre schwache Reaction gegen Farbstoffe. Offenbar sind sie jedoch aus den Zellen des Stratum Malpighii hervorgegangen und könnten somit als eine Einstülpung derselben angesehen werden. In der Cutispapille (Fig. 7) sieht man zahlreiche Pigmentzellen, sowohl der weissen als auch der dunklen Art und dazwischen noch zahlreiche runde oder ovale Kerne des Bindegewebes. Nach unten ist dieser Theil der Cutis durch halb-

kreisförmig angeordnete Pigmentzellen und Bindegewebsfasern merklich abgegrenzt. Ob hier Merkel'sche Tastzellengruppen sich vorfinden, ist nicht zu entscheiden; ich konnte die Nervenfasern wohl bis ins Innere der Papille verfolgen; es gelang mir jedoch nicht, ihre Endigung resp. ihren Zusammenhang mit den Sinneszellen zu ermitteln. Die Blutgefässe umgeben mit ihrem Capillarnetz diese Papille, dringen aber nicht in das Innere derselben hinein.

Freiburg, den 5. Februar 1896.

Die Arbeit Dr. Oppenheimer's „Ueber eigenthümliche Organe in der Haut einiger Reptilien — Morpholog. Arbeiten Bd. V. Heft 3" — konnte ich nicht berücksichtigen, da ich sie erst nachher zu sehen bekam.

Freiburg, den 11. Mai 1896. Osawa.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abth. 3. Reptilien. 1884.
2. Leydig, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Dresden 1868.
3. Derselbe, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
4. Derselbe, Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
5. Derselbe, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Ebendaselbst. Bd. XII. 1876.
6. Derselbe, Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morpholog. Jahrb. Bd. II. 1876.
7. F. E. Schultze, Ueber die cuticularen Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869.
8. Kerbert, Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Ebendaselbst. Bd. XII. 1876.
9. Batelli, Beiträge zur Kenntniss der Reptilienhaut. Ebendaselbst. Bd. XVII 1879.
10. Paulicki, Ueber die Haut des Oxolotls. Ebendaselbst. Bd. XXIV. 1885.
11. Cartier, Studien zu dem feineren Bau der Haut bei Reptilien. Verhdlg. d. physik. medic. Gesellsch. in Würzburg. Neue Folge. Bd. III. 1872.
12. Todaro, Sulla struttura intima delle pelle de rettile Atti della accademia dei Lincei Serie III. Memorie 2. 2. Scienze fisiche. 1879.
13. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VI 1880.
14. Braun, Lacerta Lilfordi und L. muralis. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. IV. Hamburg 1877.
15. Raphael Blanchard, Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bulletin de la Société zoologique de France 1880.

16. Merkel, Ueber die Endigungen des sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.
17. G. Wolff, Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXIII. 1889.
18. Günther, Contribution to the Anatomy of Hatteria Philos. Transact. of the Royal Society of London 1867.
19. W. Iwoff, Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bulletin de la société impériale des Naturalistis de Moscou. 1884 Nr. 4.
20. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

Erklärungen der Figuren auf Tafel XXIX.

Fig. 1. Querschnitt der Bauchhaut (Uebersichtspräparat) Leitz Ocul. 1, Obj. 3.

Epidermis { *a.* Stratum corneum; *b.* „ intermedium; *c.* „ Malpighii
Cutis { *d.* „ limitans superius; *e.* „ „ inferius; *f.* Tela subcutanea } *fz.* Fettzellen, *bl.* Blutgefässstamm
g. Fascie
p. Pigmentzellen
b. s. senkrechte Bindegewebszüge
b. h. horizontale „
b. h. 1 Züge von rechts nach links
b. h. 2 „ „ vorn nach hinten.

Fig. 2. Flächenansicht der oberflächlichsten Zellen des Stratum corneum, aus der Bauchschuppe, mit Silbernitrat behandelt. Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 3. Flächenansicht der Zellen des Stratum corneum aus der Volarfläche der Hand. *k* Kerne. Zeiss Ocul. Obj. DD.

Fig. 4. Flächenansicht der Zellen des Stratum intermedium, Glycerinpräparat, aus dem Rückenstachel. Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 5. Querdurchschnitt der Palissaden-Zellen, Glycerinpräparat, aus dem Rückenstachel Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt der Fingerhaut.
a. Stratum corneum
b. „ intermedium
c. „ Malpighii. Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 7. Sinnesorgan aus der Kopfhaut; der Schnitt wurde senkrecht auf die Hautoberfläche geführt.
a. Stratum corneum
b. „ intermedium
c. „ Malpighii
p. 1 Pigmentzellen der ersten Art
p. 2 „ „ zweiten „

s. z. Sinneszellen
c. p. Cutispapille. Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 8. Sinnesorgan aus der Lippenhaut. Der Schnitt wurde parallel der Hautoberfläche geführt.
s. z. Sinneszellen
C. Zellen des Stratum Malpighii. Zeiss Ocul. 2, Obj. DD.

Fig. 9. Haut der Hohlhand, mit Berlinerblau injicirt. Das Capillarnetz der blossgelegten Papille von der Oberfläche der Haut gesehen.
cp., cp, cp. drei benachbarte Cutispapillen
bl. Gefässstamm in der Tela subcutanea. Leitz Ocul. 1, Obj. 3.

Fig. 10. Senkrechter Durchschnitt der mit Berlinerblau injicirten Haut der Hohlhand.
ep. Epidermis
e. Bindegewebsschicht der Cutis
bl. Blutgefässstämme in der Tela subcutanea. Leitz Ocul. 1, Obj. 3.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Ueber den Bau der grösseren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen.

Von

Dr. **N. Grünstein** aus Trischki (Russland).

Hierzu Tafel XXX und XXXI.

Nachdem die embryonale Entwickelung der Arterien von Aschoff (92)[1]) in seinem „Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der Arterien beim menschlichen Embryo“ eine eingehende Besprechung gefunden hatte, lag es nahe, auch das Wachsthum der Gefässe während des extrauterinen Lebens genauer, als es bis jetzt geschehen, zu verfolgen. Diese Aufgabe habe ich auf

1) Die neben den Autorennamen stehenden Zahlen bedeuten die Jahreszahlen unter Fortlassung von 1800 und beziehen sich auf das am Ende der Arbeit befindliche chronologisch geordnete Literatur-Verzeichniss.

Anrathen meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Schiefferdecker, übernommen und theile hier die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen mit, die sich vorderhand auf die 4 grösseren Arterien: Aorta, Subclavia, Carotis und Iliaca comm. beschränken.

Die Methoden, die ich bei meinen Untersuchungen angewandt habe, sind in kurzem folgende: Die aus möglichst frischen Leichen herauspräparirten Arterienstücke wurden in steigendem Alkohol gehärtet und theils zwischen zwei Hollundermarkstückchen, theils nach Einbettung in Paraffin geschnitten. Die letzteren Schnitte wurden mittels Wassers auf dem Objectträger, der vorher mit einer 3%igen Lösung von Salzsäure (Ph. G. III.) in Alcohol absolutus gereinigt worden war, aufgeklebt. Die Färbungen, die zur Anwendung kamen, waren neben der Kernfärbung mit Hämatoxylin oder Carmin-Pikrin-Säure im Wesentlichen die folgenden:

1. Orceinmethode von Tänzer für das Studium der elastischen Fasern.
2. Polychromes Methylenblau nach Unna zur Färbung der später genauer zu besprechenden Elacinfasern.
3. Säurefuchsinpikrinsäuremethode nach Unna zur Darstellung von Bindegewebe und Musculatur.

Statt dieser wandte ich in letzterer Zeit die van Gieson'sche Methode an: dieselbe ist einfacher als die Unna'sche und giebt bei weitem schönere Bilder. Die Eingangs erwähnten Arterien wurden folgenden Individuen entnommen:

1. einem Neugeborenen,
2. einem 16jährigen Knaben,
3. einem Erwachsenen (Mitte der Dreissiger),
4. einem 50jährigen Manne und
5. einer 70jährigen Frau.

An allen diesen Arterien waren keine pathologischen Veränderungen zu finden. Es wurden zur Untersuchung immer die entsprechenden Stellen des Gefässes bei den verschiedenen Individuen verwendet.

Die von mir benutzte Nomenclatur ist diejenige, welche Herr Professor Schiefferdecker (96) vor kurzem mitgetheilt hat. Zur besseren Uebersicht will ich sie hier kurz vorausschicken:

Die Gefässwand besteht aus dem Endothelrohr und der dasselbe umhüllenden Membrana accessoria = Accessoria. Die letztere kann bei den grösseren Arterien in die folgenden Schichten zerfallen:

I. Tunica intima = *Intima* = *Int.*
   1. Stratum subendotheliale = *S. s.* (Figg. 1, 3, 5).
   2. Elastica interna = *El. i.* (Fig. 3).
      a) Innere Lamelle = *El. i. i.* (Figg. 1, 4, 5).
      b) Aeussere Lamelle = *El. i. e.* (Figg. 1, 4, 5).
      c) Stratum interlamellare = *S. i.* (Figg. 1, 4, 5).

II. Tunica media = *Media* = *Med.*
   1. Musculatur = *M.* (Figg. 3, 4, 5).
   2. Elastisches Gewebe.
      a) concentrische Fasern resp. Fasernetze = *El. c. F.* (Figg. 3, 4).
      b) concentrische Lamellen = *El. c. L.* (Fig. 5).
      c) Verbindungsfasern:
         α) Querverlaufende Fasern (d. h. solche, die ungefähr in der Querschnittsebene des Gefässes verlaufen). Diese zerfallen in radiäre Fasern = *El. r. F.* (Figg. 3, 4) und schräg verlaufende Fasern = *El. s. F.* (Figg. 4, 5).
         β) Längsfasern (d. h. solche, die ungefähr parallel zur Längsachse des Gefässes gerichtet sind) = *El. l. F.* (Figg. 4, 5).
   3. Bindegewebe.
      a) Stratum subelasticum = *S. s. el.* (Figg. 3, 4).
      b) Stratum submusculare = *S. s. m.* (Fig. 3).
      c) Intermusculäres Bindegewebe = *i B.* (Figg. 3, 5).
         α) interfasciculäres Bindegewebe.
         β) interlamelläres Bindegewebe.

III. Tunica adventitia = *Adventitia* = *Adv.*
   1. Elastica externa = *El. e.* (Figg. 3, 5).
   2. Stratum elasticum longitudinale = *S. el. l.* (Figg. 1, 3, 4, 5).
   3. Stratum elasticum circulare = *S. el. c.* (Figg. 2, 4, 5).

Die Lage und Anordnung dieser einzelnen Schichten sind theils aus den Abbildungen zu ersehen, theils werden sie sich aus dem Text ergeben, sodass ich von einer detaillirten Beschreibung derselben absehen will.

I. Aorta.

1. Die embryonale Entwickelung derselben.

Nur wenige Autoren haben sich damit beschäftigt, den Entwickelungsgang der Arterien zu verfolgen. Aschoff (92) und Thoma (83) sind die einzigen, die hier in Betracht kommen können. Ich werde in Folgendem hauptsächlich die Untersuchungen des Ersteren berücksichtigen, da er über ein grösseres Material verfügt hat und dadurch in der Lage war, die Sache eingehender zu untersuchen; die Thoma'schen Untersuchungen, die sich bloss auf das Aortensystem von einem 20—24 Wochen alten Embryo und von zwei 30 bis 33 Wochen alten beschränken, werde ich nur insofern berücksichtigen, als sie von den Aschoff'schen abweichen.

Das Endothelrohr, welches die erste Anlage aller Gefässe darstellt, beginnt bei der Aorta verhältnissmässig frühzeitig, sich in eine Arterie mit complicirterer Wandung umzuwandeln. Dieses geschieht zunächst durch eine concentrische Anordnung der embryonalen Bindegewebszellen. Beim jüngsten von Aschoff untersuchten Embryo, dessen Gesammtlänge 4,3 cm betrug (der also ca. 3 Monate alt war), zeigte die Aorta schon eine deutliche Differencirung in zwei Schichten: das mit meist noch kernhaltigen Blutkörperchen gefüllte Lumen war von einer in unregelmässige Windungen gelegten Schicht von dunkeln, dicht an einander gereihten, runden Kernen umgeben, die zweifellos das abgehobene Endothel der Aorta darstellten. Ihm folgten, durch einen kleinen Spaltraum getrennt, zwei Reihen dicht gedrängter runder oder eckiger Kerne; die weiter aussen stehenden Kerne hatten eine längliche Form und lagen in einer leicht gestreiften Grundsubstanz. Gegen das lockere, kernarme Gewebe der Umgebung war diese Schicht deutlich abgegrenzt. Ob aus diesem ganzen Theile nur die Media hervorgeht, oder ob in den beiden erwähnten Anordnungsarten der Kerne die Anlage der Media und Adventitia zu suchen ist, konnte Verfasser noch nicht entscheiden.

Erst bei einem Embryo von 5,6 cm Länge (also noch immer dem dritten Schwangerschaftsmonate angehörend), bei dem

die Befunde der Querschnitte durch Längsschnitte vervollständigt werden konnten, tritt das Verhältniss dieser beiden Schichten besser hervor. Die innere Schicht ist bedeutend reicher an Kernen, als die äussere, und im Verhältniss zur letzteren stärker entwickelt, als beim vorhergehenden Embryo; sie zeigt auf dem Längsschnitte deutlich quergetroffene Mediakerne, die, in zwei Schichten angeordnet, meist von rundlicher Gestalt sind. Die äussere Schicht — die Adventitia — ist etwa 4—5 mal dicker, als die Media und zeigt grösstentheils parallel zur Achse des Gefässes gerichtete Kerne, die im inneren Theile eine mehr concentrische Stellung haben, während sie nach aussen hin seltener werden.

Dass die zwei eben beschriebenen Schichten wirklich Media und Adventitia darstellen, zeigt die Untersuchung der Aorta eines Embryo von 6,4 cm Länge (Scheitel bis Steiss 4,5 cm). Die Intima besteht hier aus den langgestreckten Endothelkernen, die von einer glashellen Membran — wohl der ersten Anlage der Membrana elastica interna — begrenzt werden. Der übrige Theil der Wandung stellt eine um das Lumen fest geschlossene Schicht von Kernen dar. Der innere etwas schmälere Theil derselben, zeigt auf dem Längsschnitt runde oder ovale Kerne, die in einer grauen Substanz eingebettet liegen. Der äussere lässt, wie beim vorigen Embryo, eine innere kernreichere und eine äussere kernärmere Zone erkennen. Beide enthalten längliche Kerne, sodass die Adventitia hier noch hauptsächlich aus parallel zur Achse des Gefässes gerichteten Elementen besteht. Dieselben Verhältnisse finden sich auch in der Aorta eines Embryo von der Gesammtlänge von 7,1 cm (Scheitel bis Steiss 5,2 cm).

Wenn es Aschoff, wie oben dargelegt wurde, möglich war, eine scharfe Differencirung der Aortenwandung schon im dritten Monat des embryonalen Lebens deutlich nachzuweisen, so fand er doch das charakteristische Bild der Aortenwandung erst bei einem Fötus von vier Monaten, von der Gesammtlänge von 16,7 cm (Scheitel bis Steiss 10,5 cm).

Neben dem Endothel zeigt die Intima eine glänzende, vielfach gefaltete Elastica interna. In der Media finden sich ca. 10 Reihen von nebeneinander geordneten, unregelmässig geformten (besonders in der Nähe der Intima) Kernen, die nach aussen hin eine längliche Gestalt annehmen. Zwischen diesen liegen bald dickere, bald zartere elastische wellenförmige Streifen, die un-

unterbrochen das ganze Lumen des Gefässes umgeben und durch zahlreiche Fortsätze mit den benachbarten in Verbindung treten. — In der aus fibrillärem Bindegewebe bestehenden Adventitia überwiegt noch die longitudinale Richtung der Kerne und der Streifung der Grundsubstanz.

Während bisher Media und Adventitia fast gleich reich an Kernen waren und sich nur durch die Anordnung ihrer Elemente sowie durch das Auftreten elastischer Züge unterschieden, fand Verfasser beim folgenden Embryo von der Gesammtlänge von 18,5 cm (Scheitel bis Steiss 10,0 cm) die Adventitia so arm an Kernen, und aus so lockerem Bindegewebe zusammengesetzt, dass sie nur mit Mühe von dem umliegenden Bindegewebe abgegrenzt werden konnte. Schon in diesem Stadium tritt die Adventitia vollkommen zurück gegenüber der Media, von welcher sie auch nicht scharf abgegrenzt werden kann. Zahlreiche Vasa vasorum durchziehen in diesem Stadium die Adventitia. — Die Media zeigt noch immer in ihrer inneren Grenze unregelmässig geformte Kerne, die Aschoff nicht als longitudinal gerichtete Muskelkerne auffassen konnte, da er an der entsprechenden Stelle des Längsschnittes keine länglichen Kerne fand. Am inneren Rande der Media tritt bei diesem Embryo zum ersten Male eine zarte sich mit Fuchsin nur blass färbende Schicht auf, die er als bindegewebige Schicht der Aortenintima auffasst. Bei einem Embryo von 28,0 cm Gesammtlänge (Scheitel bis Steiss 16,0 cm) zeigen die Mediakerne noch immer ihre unregelmässige Gestalt; sie treten erst im folgenden Monat, bei einem Embryo von der Gesammtlänge von 28,6 cm (Scheitel bis Steiss 17,5 cm) in eine neue Phase der Entwickelung. Sie zeigen hier überall eine längliche Gestalt. Der Elastica interna liegt eine rein musculöse Schicht an: sie besteht aus zwei Reihen dicht an einander gedrängter Kerne, zwischen denen keine elastischen Elemente sichtbar sind. Letztere treten an allen anderen Stellen der Media sehr scharf hervor, sind in den äusseren Partieen dicker als in den der Intima benachbarten und fehlen, wie erwähnt, ganz in der musculösen Schicht. Eine deutliche Grenze in Form einer Elastica externa existirt zwischen Media und Adventitia nicht: Von den letzten elastischen Lamellen der Media gehen einige elastische Streifchen ohne bestimmte Anordnung in das Bindegewebe der Adventitia hinein, die noch keine

eigenen elastischen Elemente besitzt. Sie ist sowohl hier als auch beim folgenden Embryo von der Gesammtlänge von 41,0 cm (Scheitel bis Steiss 20 cm) etwas breiter als die Media, während bei einem Embryo von 46,0 cm, die Media 302,79 μ breit ist, die Adventitia 257,55 μ. Die gleichen Verhältnisse finden sich auch bei dem letzten von Aschoff (92) untersuchten Embryo, der 48,0 cm lang war (Scheitel bis Steiss 27,0 cm).

Was nun die Untersuchungen von Thoma (83) anlangt, so stimmen sie im Grossen und Ganzen mit den Aschoff'schen überein. Auch er konnte bei einem 29,0 cm langen Embryo (20—24 Wochen alt) eine Differencirung der Aortenwandung in 3 Schichten: Intima, Media und Adventitia nachweisen. Die Verhältnisse in denselben sind jedoch sehr einfach und in allen Abschnitten der Aorta gleich. Im Gegensatz zu Aschoff findet er in der Media neben zahlreichen, circulär angeordneten Muskelkernen auch solche von schräger und longitudinaler Richtung, ohne jedoch eine Gesetzmässigkeit in ihrer Vertheilung angeben zu können. Ferner fand er noch bei einem dreissigwöchentlichen Embryo die Intima der Bauchaorta nur aus Endothel und Elastica interna zusammengesetzt. Zuweilen trat zwischen diesen beiden Lamellen eine feine Gewebsschicht auf, die aus elastischen Lamellen und glatten Muskelfasern zusammengesetzt zu sein schien; dieser Befund konnte von Aschoff ebenfalls nicht bestätigt werden.

2. Aorta eines Neugeborenen[1]).

Die Intima besteht vorwiegend aus der Elastica interna, die sich wenig vor den concentrischen elastischen Lamellen auszeichnet. An einzelnen Stellen finden wir jedoch auch Andeutungen des Stratum subendotheliale in Gestalt einer äusserst zarten Bindegewebsschicht. Dass es sich hier bloss um eine bindegewebige Schicht und nicht um eine elastische handelt, sieht man am schönsten an Präparaten, die mit Orcein gefärbt sind, indem diese Stellen keine Farbe aufnehmen. Zwischen der Elastica interna und den concentrischen Lamellen der Media finden sich feine Verbindungsfasern, die schräg und quer nach

1) Die Aorta dieses und der anderen Individuen habe ich zum Theil in meiner Inaugural-Dissertation (95) beschrieben.

allen Richtungen hin verlaufen. Desgleichen findet man solche Fasern zwischen je zwei concentrischen Lamellen, so dass auf diese Weise zwischen denselben ein dichtes elastisches Netz entsteht, das sowohl die Muskulatur als auch das hier noch sehr zarte intermuskuläre Bindegewebe durchsetzt. Letzteres findet sich jedoch in der ganzen Media, und ist in den äusseren Partieen derselben mächtiger entwickelt als in den inneren, wo es in Form feiner Bindegewebsstreifchen den concentrischen Lamellen anliegt. Letztere sind in einer Anzahl von 38—44 in der Media vorhanden. Die ganze Dicke der Media beträgt 650—676 μ, während die Dicke der Intima nur ca. 6 μ beträgt. (Gemessen wurden stets 8—12 Schnitte und aus den erhaltenen Zahlen das Mittel gezogen. Winkel'sches Mikroskop, Winkel'sches Ocularmikrometer). Was die Muskulatur der Media anlangt, so besteht sie hauptsächlich aus circulär verlaufenden Muskelfasern. Doch zeigt die Kernfärbung auf dem Querschnitte neben den schmalen, länglichen Kernen auch solche von runder und ovaler Form, die hier und da zu kleineren Gruppen vereinigt sind. Der Längsschnitt stellt das umgekehrte Bild dar: zahlreiche runde und ovale Kerne und dazwischen solche von länglicher und runder Gestalt. Daraus geht hervor, dass, wie schon erwähnt, die Hauptmasse der Muskelfasern in der Aortenmedia des Neugeborenen eine circuläre Richtung besitzt. Doch weichen einige Muskelbündel von dieser Richtung ab und je nachdem sie mit derselben sich im spitzen oder rechten Winkel kreuzen, treten sie als schräg oder longitudinal verlaufende Muskelbündel auf. Nirgendwo ist aber eine longitudinale Muskelschicht zu sehen.

Vergleichen wir einen mit Orcein gefärbten Querschnitt mit einem ebenso behandelten Längsschnitt, so fällt uns bei dem letzteren das Verhalten des elastischen Gewebes auf: während auf dem Querschnitte deutliche elastische Züge zu erkennen sind, die, nur selten unterbrochen, durch die ganze Länge des Schnittes verlaufen, zeigt der Längsschnitt kurze, stäbchenförmige oder punktförmige Segmente, die theils unregelmässig, theils in Reihen angeordnet sind. Dieses verschiedenartige Verhalten des Quer- und Längsschnittes weist darauf hin, dass das elastische Gewebe der späteren concentrischen Lamellen in der Aortenmedia des Neugeborenen noch ein Netz bildet von vorwiegend

circulär verlaufenden Fasern. Dadurch, dass dieses Netz immer dichter wird, die Maschen immer kleiner, entstehen im Laufe der Zeit die bekannten concentrischen elastischen Lamellen, wie wir sie beim Erwachsenen finden.

Die Adventitia ist ziemlich dick (1485 μ) und besteht aus dicht gewebtem Bindegewebe, das in den inneren Partieen von vorwiegend parallel zur Längsachse des Gefässes gerichteten elastischen Fasern durchzogen wird und das Stratum elasticum longitudinale bildet, in den äusseren von vorzugsweise circulär verlaufenden (Stratum elasticum circulare). Eine scharfe Trennung der Adventitia in diese zwei Schichten (also je nach der Richtung ihrer elastischen Fasern), wie dies z. B. bei der A. iliaca communis des Neugeborenen der Fall ist, ist hier unmöglich. Glatte Muskelfaserbündel konnte ich in der Adventitia Aortae des Neugeborenen nicht nachweisen.

Vasa vasorum finden sich in grosser Anzahl in der ganzen Aortenadventitia. Sie erstrecken sich auch bis in den äusseren Theil der Media hinein und werden wohl auch weiter gehen, was jedoch nur an Injectionspräparaten sich mit genügender Schärfe feststellen lassen dürfte.

Auch Nerven konnte ich in der Adventitia beobachten; einige waren von ganz feinem Caliber, andere jedoch hatten einen beträchtlichen Durchmesser (225 μ).

3. Aorta eines 16jährigen Knaben (Fig. 5 Taf. XXXI).

Im Gegensatz zur Intima des Neugeborenen, die ja sehr einfach gebaut ist, finden wir bei der des 16jährigen eine äusserst complicirte Structur. Zunächst sehen wir, dass die ganze Intima (*Int.*) im Verhältniss zu der des Neugeborenen bedeutend dicker ist, sie misst 54 μ. Diese Dickenzunahme ist hervorgerufen durch das Vorhandensein einer subendothelialen (*S. s.*) und interlamellären Schicht (*S. i.*). Erstere ist bindegewebiger Natur und zeigt theils circulär verlaufende, theils längsgerichtete feine elastische Fasern, letztere enthält ausser diesen Bestandtheilen, die hier in reichlicherer Menge vorhanden und dicker sind als in der subendothelialen, noch longitudinale Muskelbündel, die dicht an der Lamina externa (*El. i. e.*) der Elastica interna liegen. Dass es sich hier wirklich um longitudinal gerichtete Muskelbündel han-

delt, ergibt sich aus dem Vergleich von Präparaten, welche nach der Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode gefärbt sind und solchen, welche eine Kernfärbung zeigen. Bei den ersteren finden wir die ganze Intima mit Ausnahme der erwähnten Stelle roth gefärbt; diese allein zeigt gelbe Farbe. Bei den letzteren sehen wir in der ganzen Intima grosse, theils ovale, theils rundliche Kerne, die zweifellos bindegewebiger Natur sind, während an der bezeichneten Stelle die charakteristischen im Querschnitt getroffenen runden Muskelkerne deutlich zu erkennen sind. Die innere Lamelle der Elastica interna (*El. i. i.*) bildet keine zusammenhängende Membran, sondern ist in 2—3 Reihen längsverlaufender elastischer Fasern zerfallen, die auf dem Querschnitte punktförmig erscheinen und so auf der Figur dargestellt sind. Die Lamina externa der Elastica interna ist den concentrischen elastischen Lamellen der Media durchaus ähnlich.

Die etwa 856 μ dicke Media (*Med.*) besitzt den typischen Bau einer Aortenmedia: sie besteht aus 64—68 concentrischen elastischen Lamellen (*El. c. L.*), welche im intermuskulären Bindegewebe (*i. B.*) liegen. Zwischen den Lamellen sieht man zahlreiche Verbindungsfasern, welche theils als querverlaufende Fasern, d. h. solche, die ungefähr in der Querschnittsebene liegen, theils als längsverlaufende Fasern, d. h. solche, die ungefähr parallel zur Längsachse des Gefässes gerichtet sind, sich erkennen lassen. Das intermuskuläre Bindegewebe zeigt hier überall die interlamelläre Form, so dass je zwei Muskelschichten (*M.*) durch eine Schicht Bindegewebe von einander getrennt sind. Infolgedessen ist die Anordnung der Gewebe in der Media folgende: Muskulatur, interlamelläres Bindegewebe, durch dessen Mitte eine concentrische elastische Lamelle verläuft, Muskulatur u. s. w. Oder: Concentrische elastische Lamelle, Bindegewebe, Muskulatur, Bindegewebe, concentrische elastische Lamelle etc. (vergl. auch die Figur).

Diese Reihenfolge in der Anordnung der Gewebselemente konnte ich in allen von mir untersuchten Aorten mit grosser Regelmässigkeit auffinden. Die Muskelkerne der Media sind durchweg von länglicher und ovaler Gestalt (auf dem Querschnitte), so dass die Muskulatur circulär oder annähernd circulär verläuft. Von longitudinalen Muskelbündeln war nichts zu finden.

Was nun die Adventitia anlangt, so ist sie ausschliess-

lich bindegewebig elastischer Natur. Die elastischen Fasern sind relativ spärlicher, als in der Adventitia des Neugeborenen und bald circulär, bald parallel zur Längsachse des Gefässes gerichtet, indessen lässt sich doch, wenn auch nicht scharf, das Stratum elasticum longitudinale (*S. el. l.*), welches nach innen liegt, von dem äusseren Theile, dem Stratum elasticum circulare (*S. el. c.*) unterscheiden.

Glatte Muskelfasern lassen sich nicht nachweisen. Vasa vasorum sind nicht so häufig, wie in der Adventitia des Neugeborenen; ebenso, wie bei diesem erstrecken sie sich bis in die Media hinein.

Die Dicke der Aventitia beträgt ca. 688 μ.

4. Aorta eines Erwachsenen (Mitte der Dreissiger).

Die Intima ist etwa 124 μ dick und zeigt im Wesentlichen denselben Bau wie die des vorigen Falles: ebenso wie dort finden wir die Elastica externa in zwei Lamellen gespalten, deren innere in eine deutliche Schicht längsverlaufender Fasern aufgelöst ist. In der subendothelialen Schicht finden sich fast ausschliesslich circulär verlaufende elastische Fasern, in der interlamellären longitudinale. — Die Media ist 996 μ dick und besteht aus 56—60 concentrischen elastischen Lamellen, die durch viele schräg- und querverlaufende Fasern miteinander in Verbindung stehen. Zwischen den Lamellen liegen vorzugsweise circulär verlaufende Muskelfasern in derselben Anordnung wie in der Media des 16jährigen. Nur sehen wir hier bei der Kernfärbung einige Gruppen von runden und ovalen Kernen, so dass hier ebenso, wie beim Neugeborenen, angenommen werden muss, dass diese Bündel von der circulären Richtung abgewichen sind und je nach dem Grade der Abweichung entweder eine schräge oder sogar eine longitudinale Richtung erhalten haben. Ziemlich weit von der Adventitia finden sich in der Media feine Vasa vasorum.

Der Bau der etwa 1013 μ dicken Adventitia entspricht vollkommen dem des 16jährigen Knaben: Dichte Massen von Bindegewebe mit elastischen Fasern, welche in den inneren Partien longitudinal gerichtet sind und hier die Schicht der längsverlaufenden elastischen Fasern bilden, in den äusseren circulär

und das Stratum elasticum circulare darstellen. Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Schichten lässt sich ebenfalls nicht ziehen. Zahlreiche Vasa vasorum in der ganzen Adventitia, welche man zum Theil direkt in die Media verfolgen kann, keine Längsmuskulatur.

5. Aorta eines 50jährigen Mannes.

Die Intima ist noch breiter als die des vorigen und misst 181,5 μ. Das Stratum subendotheliale zeigt vorzugsweise circulärverlaufende elastische Fasern, das Stratum interlamellare longitudinale. Die innere Schicht der Elastica interna ist auch hier in eine Anzahl longitudinal gerichteter elastischer Fasern aufgelöst.

Die Media ist 1075 μ dick und hat keinen von den vorigen abweichenden Bau. Sie besteht aus 70—78 concentrischen elastischen Lamellen, die ziemlich dick sind und miteinander vielfach anastomosiren. Dadurch entsteht ein enges Netz aus elastischen Fasern, das Muskulatur und Bindegewebe durchzieht. Vereinzelte Längsmuskelbündel finden sich auch hier neben den, den weitaus grössten Theil der Mediamuskulatur bildenden, circulär verlaufenden Muskelfasern. In den äusseren Partieen der Media scheint das intermuskuläre Bindegewebe stärker gegenüber der Muskulatur hervorzutreten, als bei den vorigen Fällen.

Die Adventitia unterscheidet sich nicht von der in den vorhergeschilderten Fällen. Ihre Dicke konnte nicht genau bestimmt werden, da das Stück zwischen zwei Hollundermarkstückchen geschnitten wurde und nur die innere Partie der Aventitia auf dem Schnitte erhalten blieb.

6. Aorta einer 70jährigen Frau.

Die Intima ist 190 μ dick. Die innere Lamelle der Elastica interna ist wieder in einige Reihen longitudinaler elastischer Fasern aufgelöst. Die äussere Lamelle der Elastica interna hebt sich ziemlich scharf von den concentrischen Lamellen ab. Die interlamelläre Schicht weist neben dem Bindegewebe und den feinen, vorzugsweise longitudinal gerichteten elastischen Fasern auch vereinzelte Bündel parallel zur Längsachse des Gefässes gerichteter Muskelfasern auf.

Die Media ist 1111 μ dick und weicht in Bezug auf ihr elastisches Gewebe insofern von den vorher beschriebenen ab, als ihre 68—72 concentrischen Lamellen bedeutend dünner sind als bei jenen und die Verbindungsfasern nicht so zahlreich sind. Auch werden die Lamellen häufig unterbrochen und lassen sich nicht auf weitere Strecken genau verfolgen.

Auch in Bezug auf ihre Muskulatur zeigt die Media eine Abweichung von den vorher geschilderten: während in der Aortenmedia aller anderen von mir untersuchten Individuen nirgendwo sich eine Zone längsgestellter Muskelfasern nachweisen liess, sehen wir hier dicht hinter der Lamina externa der Elastica interna eine mit wenigen Unterbrechungen fast durch den ganzen Schnitt hindurchziehende Schicht von longitudinalen Muskelfasern, deren Kerne auf dem Längsschnitt langgestreckt erscheinen. Diese Schicht wird von feinen quer- und schrägverlaufenden elastischen Fasern durchzogen. Das Verhalten der übrigen Muskulatur dieser Media entspricht vollkommen dem der anderen untersuchten Aorten: vorwiegend circulär oder annähernd circulär gerichtete Muskelfasern, zwischen welchen hier und da auch solche von schräger und longitudinaler Richtung zu sehen sind.

Das Bindegewebe dieser Media zeigt nichts Besonderes.

Auch die Adventitia bietet nichts von dem Vorhergehenden Abweichendes dar: von vorwiegend bindegewebiger Natur zeigt sie nur wenige elastische Fasern, welche in den inneren Partieen hauptsächlich longitudinal gerichtet und in den äusseren Partieen von circulärer Richtung sind. Longitudinale Muskelfasern besitzt sie nicht. Vasa vasorum finden sich hier in grosser Menge; sie gehen begleitet von Bindegewebszügen bis an das innere Drittel der Media hinein.

Bei den beiden letztgenannten Individuen, bei dem 50jährigen Manne und der 70jährigen Frau, findet sich eine Veränderung des elastischen Gewebes, die darin besteht, dass das Elastin sich zum Theil in Elacin umwandelt. Ausserdem bemerkt man bei der Färbung mit polychromem Methylenblau, dass eine Partie, vorzugsweise in der Nähe der Intimagrenze, den Farbstoff gieriger aufnimmt, als die benachbarten Stellen. Ich werde auf diese beiden Veränderungen an anderer Stelle noch eingehend zurückkommen.

Wir wenden uns nun der Besprechung der einzelnen Schichten

der Aorta und deren Verschiedenheiten bei verschiedenen Altersstufen zu. Zuvor müssen wir aber die wichtige Frage über die Grenzen der einzelnen Schichten erledigen, hauptsächlich über die Grenze zwischen Intima und Media, da nach aussen die Grenze der mittleren Schicht durch das Aufhören der Ringfasern und der circulären elastischen Lamellen scharf gekennzeichnet ist. Die Grenze der Intima ist bei den mittelgrossen und kleinen Arterien durch die scharf ausgebildete Elastica interna gegeben; darüber sind alle Forscher einig, dass alles, was nach aussen von derselben liegt, der Tunica media angehört, sie selbst und Alles nach innen von ihr liegende der Tunica intima. Anders aber steht es mit der Begrenzung der Intima Aortae und der ihr ähnlich gebauten grösseren Arterien: durch das Fehlen der elastischen Innenhaut ist das wichtigste Merkmal genommen und die Begrenzung, wie es schien, eine willkürliche geworden. Die verschiedenen Autoren gingen bei der Beurtheilung dieser Frage von den verschiedensten Gesichtspunkten aus. So waren Donders und Jansen (48) der Ansicht, dass alle diejenigen Theile der Gefässwandung, die glatte Muskulatur besitzen, zur Media gerechnet werden sollen. Dieser Ansicht schloss sich auch von Ebner (70) an, der noch darauf hinwies, dass eine eigentliche Grenze zwischen der Intima und Media Aortae nicht existire, dieselbe aber mit dem Auftreten der ersten inneren Muskelzelle als erzielt anzusehen sei. Diese Ansicht ist schon aus rein praktischen Gründen unannehmbar, da, wie Key-Åberg (81) ganz treffend bemerkt, es durchaus nicht leicht ist, die anfangs sparsam zerstreut liegenden Muskelzellen zu erkennen. Remak (50) legte bei der Begrenzung der Media den Hauptwerth auf die Richtung ihrer Elemente und fasste sie ausschliesslich als Ringfaserhaut auf.

Key-Åberg (81) nimmt zwischen Media und Intima keine Grenze, sondern nur eine Uebergangsschicht an, die er folgendermaassen beschreibt:

„Nach aussen von der Zone, in welcher man auf dem senkrechten Längsschnitte zahlreicher als sonst quer- und längsgeschnittene elastische Fasern trifft, sieht man in einem solchen Schnitte meistens 3—4, zuweilen 2, aber auch bis 5 glänzende Stränge, welche sich wie die die elastische Lamellen repräsentirenden Stränge der Media ausnehmen. Sie liegen jedoch hier

viel näher aneinander, sind schmäler und geben zahlreiche, in spitzem Winkel abgehende Verbindungsstränge an die Nachbarstränge ab. Die Lücken zwischen ihnen werden von dicht liegenden, durchschnittenen elastischen Bildungen, von ein wenig homogener Bindesubstanz und von hier und da befindlichen, an gefärbten Präparaten wahrnehmbaren, langen, stabähnlichen Körperchen angefüllt. Der senkrechte Querschnitt, bei dem es im Allgemeinen viel schwerer ist, sich genauer zu orientiren, zeigt in der fraglichen Region Stränge, obwohl oft unterbrochen und streckenweise durch glänzende Körperchen ersetzt. Wenn man nun diese Bilder zusammenstellt, so findet man, dass der Uebergang zwischen Intima und Media in der Regel von einer mehrschichtigen Zone gebildet wird, in welcher die elastischen Elemente theils in Gestalt hauptsächlich längsgehender Fasern, theis in Gestalt von Lamellen auftreten, die sich bei näherer Untersuchung fenestrirt zeigen. Beide Elemente kommen nebeneinander in einer und derselben Schicht vor. Die nach aussen voneinander liegenden elastischen Fasernetze und Lamellen stehen unter sich in innigster Verbindung und in den Interstitien zwischen ihnen trifft man längsgehende Muskelzellen an. Dass die hier auf dem Querschnitt sowohl als auch auf dem Längsschnitt hervortretenden betreffenden Körperchen wirklich solche Zellen sind, scheint mir ganz sicher zu sein. Die glatten Muskelzellen bilden jedoch in dieser Partie der Aortenwand, soweit ich finden konnte, nie eine zusammenhängende Schicht, sondern kommen nur gruppenweise in einer oder ein paar Lagen vor.

Obwohl ich auf Grund des unzweifelhaft am meisten an die Media erinnernden Baues dieser Partie mehr geneigt war, dieselbe histologisch zur Media zu nehmen, so konnte ich jedoch keine Bedenken dagegen finden, sie als eine Uebergangsschicht von dieser Haut zur Intima zu schildern, um so viel mehr, als man sich erst nach Uebersteigen dieser Schicht — sie könnte gewissermaassen als eine mehrschichtige „Membrana (Lamina) elastica interna“ genannt werden — auf dem gut charakterisirten Gebiete, welches Tunica media heisst, vollkommen zu Hause findet.“

Ich habe absichtlich die Beschreibung dieser Uebergangsschicht wörtlich citirt, um zu zeigen, wie schwer es fallen dürfte, sie bei ihrer grossen Aehnlichkeit mit der Media herauszufinden,

wollte man sie als Grenzmal zwischen den beiden inneren Aortenschichten beibehalten, ganz abgesehen davon, dass es nicht consequent erscheint, bei einem Gefäss eine Uebergangsschicht anzunehmen und bei allen anderen eine Grenze.

Ranvier (75), Kölliker (67) und Eberth (71) haben eine solche Uebergangsschicht ihrerzeit nicht angenommen, sondern eine Eintheilung gegeben, welche erlaubte, eine, wenn auch vielleicht schwer zu begründende, so doch einfache und für die Orientirung bequeme Grenzbestimmung zu verwenden. Nach Ranvier soll man in denjenigen Arterien, in welchen keine ausgesprochene Elastica interna vorhanden ist, als solche die erste elastische Lamelle der Media ansehen, und alles, was nach innen von dieser Lamelle liegt, zur Intima rechnen, sie selbst und alles nach aussen Liegende zur Media. Doch wies schon Westphalen (86) darauf hin, dass es zweckmässiger sei diese Lamelle der Intima zuzurechnen, und, wenn sie in mehrere Blätter gespalten ist, auch alle diese Unterabtheilungen folgerichtig zu derselben zu zählen. Ich schloss mich in meiner Inaugural-Dissertation (95) dieser Ansicht an mit dem Vorbehalt, darüber noch nähere Angaben machen zu dürfen, die diese Annahme eventuell begründen würden. Ich habe mich nun in letzter Zeit mit dieser Frage beschäftigt und die Resultate, die ich bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen gewonnen habe, scheinen mir in vollkommener Uebereinstimmung zu stehen mit der oben gemachten Annahme.

Dem Vorschlage des Herrn Prof. Schiefferdecker Folge leistend, zerlegte ich die Aorta, Iliaca communis und Iliaca externa in eine Reihe von Längsschnitten, um diejenige Stelle zu finden, wo die bei der letzteren Arterie so schön entwickelte, zweiblätterige Elastica interna sich in das bei der Aorta beobachtete elastische Netz auflöst, und dadurch diejenigen Theile, welche aus der inneren und äusseren Lamelle hervorgehen, klar und sicher zur Anschauung zu bringen. Auf diese Weise habe ich die genannten Arterien eines 17jährigen Mädchens behandelt.

In der A. iliaca externa ist die Intima, wie erwähnt, aus zwei Lamellen zusammengesetzt. Diese liegen sehr nahe beieinander, so dass sie sich an manchen Stellen berühren. Die äussere Lamelle ist bedeutend feiner als die innere. Zwischen beiden befindet sich eine sehr zarte Bindegewebsschicht, die

jedoch nicht überall sichtbar ist, so dass an Schnitten, die nach der van Gieson'schen Methode behandelt sind, roth gefärbte Partieen zwischen ungefärbten liegen. Auch scheinen nur sehr wenige elastische Verbindungsfasern zwischen den beiden Lamellen vorhanden zu sein, wie man sich auf mit Orcëin behandelten Präparaten überzeugen kann. So bleibt die Intima auch in dem untern Theile der Iliaca communis gebaut, vielleicht nur mit dem Unterschiede, dass die beiden Lamellen sich etwas weiter voneinander entfernen, und dass hier und da sich vereinzelte deutlichere elastische Fasern von denselben abspalten. Ungefähr in der Mitte dieses Gefässes tritt eine Aenderung in dem Bau der inneren Schicht ein (Fig. 1): wir sehen nämlich, dass die beiden Lamellen sich von einander entfernen und zwischen sich eine mit der Entfernung von der A. iliaca externa immer breiter werdende Bindegewebsschicht aufnehmen. Sowohl die äussere wie die innere Lamelle kommen mit fortschreitender Veränderung der Intima durch die wachsende Ausbildung der inneren Schichten (Stratum subendotheliale und Stratum interlamellare) mehr und mehr in die Tiefe zu liegen. Dabei sendet die innere Lamelle sowohl nach aussen wie nach innen zahlreiche weiterhin ihr fast parallel verlaufende Zweige ab; zu diesen kommen noch einige ebenso verlaufende Zweige, welche von der äusseren Lamelle nach innen abgehen: so entstehen die im Stratum subendotheliale und Stratum interlamellare zahlreich auftretenden Längsfasern, von denen die letzteren gemäss ihrem Verlaufe zwischen den beiden Lamellen als longitudinale Verbindungsfasern aufzufassen sind. Im weiteren Verlaufe des Gefässes (weiter als die Abbildung, die nur gerade die Uebergangsstelle darstellt, es zeigt) sieht man nun, wie die Lamina interna mehr und mehr als selbständiges Gebilde zurücktritt, indem sie sich in eine Anzahl stärkerer Fasern auflöst, während die Lamina externa, trotzdem sie eine ganze Anzahl von Zweigen nach innen abgegeben hat, sich doch immer als eine der Media dicht anliegende deutliche, starke Linie auf dem Längsschnitte verfolgen lässt.

Aus der eben gegebenen Beschreibung geht klar hervor, dass an dieser Stelle, an der eine so wesentliche Aenderung in der ganzen Beschaffenheit der Elastica interna eintritt, sich keine Spur von einer „Manschettenbildung“ im Sinne von Bonnet

(96) auffinden lässt. Die elastischen Lamellen gehen im Gegentheile durchaus continuirlich in die ihnen entsprechenden elastischen Netze über.

Früher noch als in der Intima tritt eine Umänderung in der Media ein. Derselbe lässt sich vor allem an mit Orcein behandelten Längsschnitten ausgezeichnet beobachten, wo das Verhalten der elastischen Fasern studirt werden kann. Die A. iliaca externa erinnert noch durch den Bau ihrer Media vollkommen an die mittelgrossen Arterien von dem Caliber der Lingualis, denn sie weist fast ausschliesslich quergetroffene Muskelbündel, welche von feinen, interfasciculär angeordneten Bindegewebsschichten umgeben sind, auf. Dagegen sind die elastischen Fasern hier noch relativ spärlich. Nur in den äusseren Partieen der Media sehen wir, wie von den longitudinalen elastischen Fasern der Adventitia Zapfen in die Media hineinragen, um sich durch feine, bogenförmige, elastische Fasern miteinander zu verbinden. Dadurch werden gewissermaassen die in der Nähe der Adventitia liegenden Muskelgruppen durch elastische Scheidewände von den benachbarten abgegrenzt (vgl. Fig. 1 Taf. XXX). Diese eigenthümlichen Bildungen finden sich in der ganzen Iliaca externa und im untern Theile der Iliaca communis dieses Individuums und werden uns noch bei Schilderung des Baues der letzteren Arterie beim 50jährigen Manne wiederbegegnen. Der linke Rand der Fig. 1 Taf. XXX stellt den beginnenden Uebergang der Media dar, der sich kund giebt in einem plötzlichen, stärkeren Auftreten der elastischen Fasern. Diese bilden anfangs unregelmässig gelagerte Netze, die sowohl Muskulatur als auch Bindegewebe umfassen. Später erhalten sie dadurch, dass ein Theil ihrer Fasern sich mehr circulär anordnet und zugleich an Dicke gewinnt, den charakteristischen Typus der Media der grösseren Arterien (Aorta, Carotis, Subclavia). Diesen Bau besitzt schon die obere Hälfte der A. iliaca communis. Gleichzeitig mit der Aenderung in der Anordnung der elastischen Fasern tritt auch eine Aenderung im Verhalten der Muskulatur und des Bindegewebes ein. Aus der in Bündeln angeordneten Muskulatur werden, je weiter wir uns von der A. iliaca externa entfernen, immer mehr zusammenhängende Schichten, und das in der eben erwähnten Arterie noch interfasciculäre Bindegewebe wird naturgemäss interlamellär. Auf diese Weise entsteht dasjenige Bild,

das wir als Typus für die der Aorta ähnlich gebauten Arterien in der Fig. 5 Taf. XXXI abgebildet haben.

Im Gegensatz zu den zwei inneren Schichten ändert sich der Bau der äusseren Schicht — der Adventitia — ziemlich spät. Nicht nur in der Iliaca externa, sondern auch durch die ganze Iliaca communis hindurch können wir dicht hinter den auf dem Längsschnitt besonders schön hervortretenden elastischen Faserzügen des Stratum elasticum longitudinale zahlreiche im Längsschnitte getroffene, von Bindegewebe umgebene Muskelbündel beobachten, die sich erst da, wo die Iliaca communis in die Aorta übergeht, verlieren. Nach aussen von dieser Schicht liegen die quergetroffenen Fasern der Schicht der circulär verlaufenden elastischen Fasern.

Wir ersehen daraus, dass der Uebergang des einen Typus in den anderen etwa in der Mitte der Iliaca communis stattfindet, und zwar tritt derselbe am allerfrühesten in der Media ein, in den der Intima benachbarten Partieen, dann etwas näher der Aorta liegt der Uebergang der Intima und erst in dem Anfange der letzteren Arterie der der Adventitia. Ferner sehen wir aus dieser Untersuchung, dass auch die grössten Arterien zwei Lamellen in der elastischen Innenhaut aufweisen, nur wird die innere von einigen Reihen längsverlaufender elastischer Fasern gebildet, während die äussere durch die erste innere concentrische Lamelle dargestellt wird. Zwischen beiden Lamellen findet sich die interlamelläre Schicht, vor der inneren die subendotheliale. Nachdem wir nun eine Grenze zwischen Intima und Media gefunden haben, können wir zur Betrachtung der Dickenverhältnisse übergehen. Ich will aber im Voraus schon bemerken, dass aus dem kleinen Material, welches mir zur Verfügung stand, keine absolut sicheren Schlüsse in Bezug darauf sich machen lassen, ob die später zu erwähnenden Verschiedenheiten individueller Natur sind oder auf den Altersunterschieden beruhen, doch scheint mir letzteres nach Allem wahrscheinlich, zumal da auch andere Autoren, die über ein grösseres Material verfügt haben, zu denselben Resultaten gelangt sind wie ich. Zur bequemeren Uebersicht dürfte es sich empfehlen, die von mir durch wiederholte Messungen (siehe oben) gewonnenen Zahlen für die Dicke der einzelnen Schichten der Aortenwand hier tabellarisch zusammenzustellen.

Alter	Intima	Media	Adventitia
Neugeborener	6 μ	650 μ	1485 μ
16jähriger Knabe	54 μ	856 μ	688 μ
Erwachsener (Mitte der Dreissiger) .	124 μ	996 μ	—
50jähriger Mann	181 μ	1075 μ	—
70jährige Frau	190 μ	1111 μ	—

Nach dieser Tabelle beträgt die Dickenzunahme der Intima:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 48 μ oder 800 %;
2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben 70 μ oder 129,6 %;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) 57,5 μ oder 46 %;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 8,5 μ oder 4,9 %;

Desgleichen findet man die Dickenzunahme der Media:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 206 μ oder 31,7 %;
2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben 140 μ oder 16,3 %;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) 79 μ oder 7,9 %;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 36 μ oder 3,3 %.

Endlich steht die relative Dickenzunahme der Intima im Vergleich zu der der Media:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen wie 25,2 : 1;
2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben wie 7,9 : 1;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) wie 5,9 : 1;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne wie 1,5 : 1.

Aus all dem Gesagten geht somit Folgendes hervor:

1. Die zwei inneren Schichten der Aorta nehmen mit zu-

nehmendem Alter an Dicke zu, ein Vorgang, den wir bereits bei der embryonalen Entwickelung des Gefässes verfolgen konnten, der also als direkte Fortsetzung des letzteren anzusehen ist.

2. Dass die Dickenzunahme der beiden in Rede stehenden Schichten in den ersten Lebensjahren und bis zum erwachsenen Zustande hin stärker ist als später, ist nur natürlich; aber auch im erwachsenen Zustande ist sie zuerst bedeutender als im späteren Alter. So beträgt die Dickenzunahme der Intima beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) 46 %, während die Dickenzunahme der Intima der 70jährigen Frau gegenüber der des 50jährigen Mannes nur 4,9 % ist. Diese geringe Zunahme der Aortenintima bei der 70jährigen Frau könnte allerdings auch dadurch erklärt werden, dass bei Frauen die Gefässwandung, wie dies aus den Untersuchungen von Valerie Schiele-Wiegandt (80) hervorgeht, durch alle Lebensperioden hindurch an Dicke der bei Männern nachsteht, doch würde auch bei einem 70jährigen Manne die Dickenzunahme der Intima gegenüber der des 50jährigen Mannes wahrscheinlich noch immer bedeutend kleiner sein, als beim 50jährigen im Vergleich zum Erwachsenen oder gar beim Erwachsenen im Vergleich zum 16jährigen Knaben.

3. Die Intima nimmt bedeutend mehr an Dicke zu als die Media, und zwar ist entsprechend dem oben Gesagten das Verhältniss in den ersten Lebensjahren grösser als in den späteren.

Was nun die Adventitia anlangt, so konnte, da die äussere Grenze derselben schwer zu bestimmen ist und viele Schnitte dieselbe überhaupt nicht aufwiesen, eine genauere Messung nicht vorgenommen werden.

Dass die Dickenmaasse der Arterienhäute wahrscheinlich in dem oben dargelegten Verhältniss stehen, haben auch andere Autoren gefunden. So sagt Key-Åberg (81) in der citirten Arbeit, dass ihm „ein Zunehmen der Dicke der Intima mit dem Alter Regel zu sein scheint“. Valerie Schiele-Wiegandt (80), welche die Arterien von über 100 männlichen und weiblichen Individuen in Bezug auf die Dicke der einzelnen Schichten untersucht und die gewonnenen Zahlen in grossen Tabellen zusammengestellt hat, sagt Folgendes:

„Wenn wir zu einer genaueren Untersuchung der oberen Tabellen schreiten, so müssen wir die Frage, welche Momente

Einfluss auf die Wanddicke ausüben? folgendermaassen beantworten: Geschlecht und Alter spielen die grösste Rolle. Bei Frauen werden durch alle Lebensperioden hindurch Umfang und Wanddicke des Gefässes, sowie auch naturgemäss der Querschnitt durch kleinere Zahlen ausgedrückt als bei Männern, d. h. es sind die genannten Arterienverhältnisse bei jenen geringer als bei diesen.

In Bezug auf das Alter ergibt sich folgendes Gesetz (!): Sowohl bei Männern als auch bei Frauen nehmen im Grossen und Ganzen, entsprechend den höheren Altersperioden, in allen Arterien Umfang und Dicke, resp. Media und Intima, steigend zu" (80, S. 36). Ferner sagt sie in Bezug auf das Verhältniss der Intima zur Media: „Von der Intima lässt sich im Allgemeinen sagen, dass sie mit zunehmendem Alter erheblicher an Dicke zunimmt als die Media" (ibidem p. 37).

Ueber das Verhältniss der Adventitia finden wir auch bei ihr keine genaueren Angaben.

Es drängt sich nun die Frage auf, wodurch kommt denn die Dickenzunahme der einzelnen Schichten zu Stande? — In Bezug auf das Wachsthum der Intima wäre diese Frage dahin zu beantworten, dass in der ersten Hälfte des menschlichen Lebens die Intima durch das Auftreten von neuem Bindegewebe und elastischem Gewebe an Dicke gewinnt; wie wir nämlich gesehen haben, besteht die Intima Aortae beim Neugeborenen zum grössten Theil nur aus der Elastica interna; die subendotheliale Schicht ist nur hier und da entwickelt, dabei aber so zart, dass man sie nur als ein schmales Streifchen bezeichnen kann. Den gleichen Bau zeigt die Intima anderer Arterien der Neugeborenen. Beim 16jährigen Knaben dagegen finden wir in der Aorta nicht nur eine ziemlich dicke subendotheliale Schicht, welche von elastischen Fasern durchsetzt ist, sondern bemerken, dass die Elastica interna sich in zwei Lamellen aufgelöst, und dass zwischen diesen noch eine neue interlamelläre Schicht sich eingeschoben zeigt. Ebenso, nur entsprechend schwächer ausgesprochen, ist die Intima bei anderen Arterien desselben Individuums. So nimmt die Dicke der Intima vom Neugeborenen bis zum Erwachsenen immer durch Auftreten von neuen Bindegewebslagen und elastischen Fasern zu. In den späteren Jahren wird das Wachsthum des Bindegewebes naturgemäss schwächer, entsprechend der schwächeren Dickenzunahme der Intima.

Schwieriger ist die Frage zu entscheiden, wodurch die Media an Dicke zunimmt. Eine genaue Zählung der elastischen Lamellen ergibt, dass dieselben sich mit zunehmendem Alter nicht zu vermehren scheinen. In der That finden wir

beim Neugeborenen 38—44 elastische Lamellen
„ 16jährigen Manne 64—68 „ „
„ Erwachsenen 56—60 „ „
„ 50jährigen Manne 60—78 „ „
bei der 70jährigen Frau 68—72 „ „

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass sie wohl grossen, individuellen Schwankungen unterworfen sind, dass aber von einer gesetzmässigen Zunahme derselben, so wie es z. B. bei den Dickenverhältnissen der Schichten der Fall war, keine Rede sein kann. Dieser Befund entspricht auch vollkommen dem, den von Ebner (70) gemacht hat. Auch er ist der Ansicht, dass die Zahl der elastischen Lamellen der Media vom Alter unabhängig sei, und zwar auf Grund wiederholter Zählungen, die er bei verschiedenen Individuen vorgenommen hat und die folgende Resultate ergaben:

Zahl der elastischen Lamellen:

Jahre	Minimum	Maximum	Mittelzahl
0	36	44	40,3
4	39	56	48,6
23	38	54	48,1
30	36	45	39,5

Daraus schliesst er ferner, dass die zur Zeit der Geburt bereits vorhandenen elastischen Lamellen der Aortenmedia eine weitere Entwickelung und Volumzunahme erfahren, eine Thatsache, die Thoma (83) später bestätigt hat.

Dass die Muskulatur der Media vom Neugeborenen bis zum erwachsenen Zustande an Menge erheblich zunimmt, wurde allgemein zugegeben, aber auch das Bindegewebe und zwar, wie man aus der Färbung schliessen kann, das collagene, zeigt ebenfalls ein bedeutendes Wachsthum, wie aus dem Vergleich der Aortenmedia des Neugeborenen und des Erwachsenen hervorgeht: bei dem ersteren ist das intermusculäre Bindegewebe sehr spär-

lich entwickelt, und liegt inform von zarten, schmalen Streifchen den concentrischen Fasern an; bei dem letzteren bildet es eine Schicht von ziemlicher Dicke, welche der Muskelschicht an verschiedenen Stellen gleichkommt oder sie sogar übertrifft. Im späteren Alter ist der Unterschied in der Menge des intermuskulären Bindegewebes des einen Individuums im Vergleich zum anderen nicht so auffallend, dafür ist aber auch die Dickendifferenz nicht so gross (beim 50jährigen Manne beträgt die relative Dickenzunahme der Aortenmedia im Vergleich zum Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) nur 7,9%, bei der 70jährigen Frau sogar 3,3% im Vergleich zum 50jährigen Manne).

Dass die Muskulatur der Media mit zunehmendem Alter spärlicher wird, wie dies v. Ebner (70) behauptet, kann ich nach meinen wenigen Fällen nicht ohne Weiteres bestätigen; nur an einzelnen Stellen (worauf ich an einer anderen Stelle zurückkommen werde), schien es mir, als ob dies der Fall wäre.

Ueber die Greisenveränderungen dieser Gefässe siehe weiter unten bei der Carotis.

Gehen wir nun zur Besprechung der Structurverhältnisse der Aortenwand über. Von den drei Bestandtheilen derselben — der Musculatur, dem Bindegewebe, dem elastischen Gewebe — nahm die Muskulatur bisher am meisten das Interesse der Histologen in Anspruch, und will ich deshalb mit ihrer Beschreibung beginnen. Was zunächst das Vorkommen derselben in der Intima Aortae anlangt, so gehen die Ansichten der Autoren darüber noch auseinander. Key-Åberg (81), der die Intima dieser Arterie genau und ausführlich beschrieben hat, spricht sich darüber folgendermaassen aus:

„Im Zusammenhang mit der Beschreibung der verzweigten Bindegewebszellen der Intima werde ich auch die Frage vom Vorhandensein von Muskelzellen in dieser Haut berühren. Solche Zellen sind bis jetzt nicht sicher nachgewiesen. Obwohl ich mehrmals lange, spindelförmige, an glatte Muskelzellen lebhaft erinnernde Zellen mit langem ebenfalls charakteristischem, stabförmigem Kern angetroffen habe, bin ich von ihrer Muskelzellennatur keineswegs überzeugt worden. Die Bindegewebszellen können nämlich solchen Zellen so ähnlich sein, dass eine Differenzialdiagnose nur mit Rücksicht auf ihre resp. morphologischen Charaktere mir beinahe unmöglich erscheint. So lange wir kein

ganz sicheres Reagenz für die Entdeckung der glatten Muskelzellen besitzen, dürfte diese Frage auch unentschieden bleiben."

Während dieser Forscher also die Frage nach dem Vorkommen von glatten Muskelzellen in der Intima Aortae unentschieden lässt, geben andere, so Clavier (76) und Berladsky (78) an, solche in der Intima der Aorta abdominalis gesehen zu haben. Thoma (83) geht in dieser Beziehung noch weiter und giebt an, wie wir bereits gesehen haben, dass spärliche glatte Muskelzellen in der Intima der in Rede stehenden Arterie schon beim Fötus und Neugeborenen vorkommen. Im extrauterinen Leben sollen sie sich sehr stark vermehren. Sie befinden sich hauptsächlich in den der Media benachbarten Partieen der Intima und bilden dort zusammen mit den elastischen Fasern, die hier ebenfalls stark entwickelt sind, seine „elastisch-muskulöse" Schicht der Intima. Diese Schicht soll in allen Arterien der Nabelblutbahn vorkommen, also auch in der Aorta descendens; in der Aorta ascendens sei sie nur schwach entwickelt, mit Ausnahme des Theiles, der oberhalb der Klappen liegt.

Auch Bardeleben (78), der das Vorkommen von glatten Muskelfasern in den menschlichen Gefässen zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung gemacht hat, beschreibt in der Aorta descendens, in der Nähe der Elastica externa, aber auch in den mehr nach innen liegenden Partieen der Intima eine innere „Längsmuskelzone", die theils aus einer, theils aus mehreren Reihen von Längsmuskelfasern besteht.

In der Media besitzt die Muskulatur zum grössten Theil eine circuläre oder annähernd circuläre Richtung, doch findet sich auch solche von longitudinaler und schräger Richtung. Die ersten Angaben über die letzteren verdanken wir, wie Bardeleben (78) mittheilt, Max Schultze (49). von Ebner (70), der den Faserverlauf der Muskulatur in der Media genauer verfolgt hat, findet ebenfalls neben circulären auch schräge und longitudinal verlaufende Fasern. Am zahlreichsten sollen jedoch diejenigen Fasern vertreten sein, die mit der „Querachse" des Gefässes einen Winkel von 25°—35° bilden. An der äusseren Grenze der Aortenmedia beobachtete er regelmässig längsverlaufende Muskelfasern. Auch Bresgen (75), der sich mit dem Bau der Adventitia beschäftigt hat und nebenbei auch die Media

berücksichtigt, giebt an, in der letzteren längsverlaufende Muskelbündel gesehen zu haben, wie aus dem Folgenden hervorgeht:

„In der Aorta thoracica sowohl, wie auch abdominalis fand ich in der mächtigen Media neben Ringmuskulatur stets Längsmuskelfasern und auch solche von schräger Richtung in von häutigen elastischen Fasernetzen getrennten Schichten.

Entweder waren die Längs- und Schrägfasern in eigenen Lagen von kleineren oder grösseren Dimensionen oder in einzelnen Fasern zahlreich oder in geringerer Menge eingesprengt. Die Muskelfasern lagen, je nachdem die elastischen Zwischenlagen mehr oder weniger entwickelt sich zeigten, näher oder entfernter beisammen.“ Bardeleben (78) findet ebenfalls in der Media zahlreiche Längsmuskelfasern, die entweder vereinzelt oder zu Bündeln vereinigt hauptsächlich nach beiden Rändern derselben hin auftreten. „Die Grenzen der Media werden durch solche Verhältnisse so undeutlich, dass dieselben oft nur noch künstlich, willkürlich festzustellen sind.“ Diese Angabe wird auch von Thoma (83) bestätigt, der schon in der Aortenmedia eines 5jährigen neben den circulär verlaufenden Muskelfasern auch „vereinzelte oder in kleine Gruppen vereinigte, gleichfalls muskulöse und elastische Längsfasern sah. In grösserer Zahl erscheinen letztere am rechten Umfange des Gefässes, wo durch sie die Grenze zwischen Intima und Media verwischt wird.“

Am meisten widersprechen sich die Ansichten der Autoren über das Vorkommen muskulöser Elemente in der äusseren Schicht der Aorta, in der Adventitia. Der erste, der sie hier gesehen haben will, ist Remak (50). Von Kölliker (67) leugnet ihr Vorkommen in allen Gefässen mit Ausnahme der Gefässe des Ovarienhilus. Berladsky (78) findet in der Adventitia, an ihrer Grenze gegen die Media, longitudinale Muskelbündel, was auch Bardeleben (78) später bestätigt hat. Thoma (83) dagegen konnte sie nur in einigen anderen Arterien nachweisen, so in der A. iliaca communis, externa und interna und in der Umbilicalis; in den anderen Gefässen glaubt er sie deshalb nicht gesehen zu haben, weil er „bei dem Freipräpariren der Gefässe die bindegewebigen Umhüllungen zu scharf abtrennte.“

Ich hatte bei der Stellungsnahme zu dieser Frage vor allen erwähnten Autoren den Vorzug, dass ich nicht ausschliesslich auf die Form der Kerne angewiesen war, die, wie Key-

Åberg (81) ganz richtig bemerkt, den Muskelkernen sehr ähnlich sein können und doch Bindegewebszellen angehören: in der Unna'schen (94) resp. van Gieson'schen Methode besass ich ein Mittel, das mir gestattete, schon durch die Farbe alles, was Muskulatur ist, von Bindegewebe trennen zu können. Konnte ich aber in einer gelb[1]) gefärbten Partie auch lange, stabähnliche Kerne auf dem Längsschnitte und runde auf dem Querschnitte nachweisen, so war der Muskelcharakter derselben sichergestellt. Durch Combination dieser Methoden ist es mir gelungen, für die Aorta der untersuchten Individuen Folgendes festzustellen:

1. In allen Schichten (mit Ausnahme der inneren Partie der Media bei der 70jährigen Frau, cf. p. 595) ist von einer Längsmuskelzone nichts nachzuweisen.

2. In der Intima finden sich vereinzelte Längsmuskelbündel, welche zerstreut in der interlamellären Schicht in der Nähe der äusseren Lamelle der Elastica interna liegen; von einer elastisch-muskulösen Schicht im Sinne Thoma's war nichts zu sehen.

3. In der Media finden sich schräg und longitudinal verlaufende Muskelbündel in allen Schichten; wie sie aufzufassen sind, habe ich wiederholt bei der Beschreibung des Aortenbaues betont.

4. Die Adventitia besitzt keine Muskulatur, weder circulär noch längs verlaufende Bündel.

Ebenso unentschieden, wie die Frage nach dem Vorkommen von Längsmuskelbündeln in der Aortenwand zur Zeit ist, war bis vor kurzem noch die nach dem Vorhandensein von fibrillärem Bindegewebe in derselben.

Was zunächst die Intima anlangt, so erwähnt Henle (41) bei der Schilderung ihres Baues nichts von Bindegewebe und Remak (50) findet es nur bei einzelnen Arterien. Kölliker (67) nimmt an, dass nur in den grössten Arterien Bindegewebe in der Intima nachzuweisen ist. Letztere besteht nach ihm aus dem Epithel (Endothel) und den „streifigen Lagen", die entweder homogen oder fibrillär sind und am meisten dem Bindegewebe ähnlich sind; sie werden von elastischen Fasernetzen durchzogen,

---

1) Beide oben genannte Methoden färben Muskulatur gelb, Bindegewebe roth.

die in der Regel von innen nach aussen dichter und in ihren Elementen stärker werden, so dass sie an der Grenze ein Netzwerk bilden, das der elastischen Innenhaut der kleineren Arterien gleichkommt. Risse (53) erklärt jedoch das Bindegewebe für einen normalen Bestandtheil der Intima, was auch Langhans (66), der die Aorta descendens untersuchte, bestätigen konnte. Im Gegensatz zu diesen scheint wiederum v. Ebner (70) nichts von fibrillärem Bindegewebe in der Intima Aortae beobachtet zu haben. Nach Heubner (74) soll die Intima der Aorta aus 6—10 leicht gewellten, streifigen Platten bestehen, die sich verschiedenartig untereinander kreuzen; diese Platten schienen ihm den Bindegewebsbündeln sehr ähnlich zu sein.

Einen bedeutenden Fortschritt zeigen die Untersuchungen von Ranvier (75) in Bezug auf den in Rede stehenden Gegenstand; derselbe fand die Aortenintima aus zwei Schichten zusammengesetzt: einer inneren — von vorwiegend bindegewebigem Charakter und wenigen, longitudinal verlaufenden, elastischen Fasern und einer äusseren — von vorzüglich elastischer Natur und wenigem Bindegewebe. Diese zwei Schichten konnte auch Ehrenreich (80) nachweisen; derselbe beschreibt in der Aorta des Neugeborenen unter dem Endothel eine faserige Bindegewebslage mit ziemlich dicht nebeneinander liegenden Zellen. Durch Entwickelung reichlicher Intercellularsubstanz und Auftreten neuer Bindegewebslamellen soll nach ihm die Intima mit zunehmendem Alter an Dicke gewinnen. Key-Åberg nennt die innere Schicht (die „couche interne“ Ranvier's) „subendotheliale Schicht“. Die äussere Begrenzung dieser Schicht bilden die ersten deutlich longitudinal verlaufenden elastischen Fasern[1]).

Eine ganz andere Stellung nimmt zu dieser Frage Thoma (83) ein: ausgehend von dem Standpunkte, dass jede Bindegewebswucherung der Intima dadurch zu Stande komme, dass zwischen der durchfliessenden Blutmenge und dem Gefässquerschnitt ein Missverhältniss eintritt, das entweder durch den Wegfall eines Gefässgebietes oder durch Abnahme der Widerstandsfähigkeit der Gefässwände und die dadurch entstehende Stromverlangsamung hervorgerufen wird, erklärt er das Auftreten von

1) Diese Bezeichnung entspricht der unsrigen, obgleich sie von einem anderen Standpunkte aus aufgefasst wird.

Bindegewebe in der Intima des Neugeborenen als einen ausschliesslich extrauterinen Vorgang, welcher durch den Wegfall des Placentarkreislaufes und die Obliteration des Ductus Botalli bedingt ist. Demgemäss findet er beim Fötus die Intima aller Arterien mit Ausnahme der Theilungsstellen derselben, denen er eine ganz besondere, hier nicht näher zu erörternde Funktion und in Abhängigkeit davon auch einen ganz anderen Bau zuschreibt, nur aus Elastica interna und Endothel bestehend. Nach der Geburt tritt in der Intima der Nabelblutbahnarterien die allmähliche Bindegewebsneubildung auf und zwar pflanzt sich letztere von zwei Seiten auf die Aorta descendens fort: von der obliterirenden A. umbilicalis einerseits und dem Ductus Botalli andererseits. Die ausserhalb der Nabelblutbahn liegenden Arterien, also z. B. die Aorta, sollen nach diesem Autor kein Bindegewebe in ihrer Intima besitzen (mit Ausnahme der Region der Seminularklappen); hier soll die „elastisch-muskulöse" Schicht stark entwickelt sein.

Was nun das Vorkommen von Bindegewebe in der Media anlangt, so leugnet Henle (41) dasselbe, ebenso erwähnen Donders und Jansen (48) Bindegewebe nur in ihrer „Tunica elastica conjunctiva", während dagegen Max Schultze (49) sich von dem Vorhandensein von Bindegewebe auch in den tiefen Schichten der Media überzeugen konnte und Kölliker (67) angibt, dass es sich zwischen den Muskeln und elastischen Fasern in der Media grösserer Arterien vorfinde. Gimbert (65) spricht von einer „substance amorphe", die elastisch sein soll, die jedoch von Kölliker als ganz gewöhnliches Bindegewebe angesehen wird. v. Ebner (70) scheint über das Vorkommen von Bindegewebe in der Aortenmedia des Erwachsenen ebenfalls nicht in's Klare gekommen zu sein: in den äusseren und mittleren Schichten, in welchen auch Gefässe verlaufen, sah er fibrilläres Bindegewebe; in den inneren Schichten fand er zwischen den Muskeln und elastischen Fasern „eine Substanz, die feinkörnig oder fast homogen erscheint, auf Zusatz von Essigsäure aufquillt, abblasst und fast unsichtbar wird, dann mit Natronlauge behandelt wieder zusammenschrumpft und sichtbar wird, um bei Anwendung von überschüssigem Alkali abermals aufzuquellen." Eine fibrilläre Structur konnte er in dieser Substanz nicht sehen. „Wenn man von einer gekochten und getrockneten Aorta dünne Querschnitte

anfertigt", sagt er ferner, „und dieselben mit verdünnter Carminlösung und Pikrinsäure imbibirt, so findet man ausser dem Bindegewebe der Adventitia und den Muskelkernen in der ganzen Media eine Substanz roth gefärbt, welche die Zwischenräume zwischen den blassgelb gefärbten, elastischen Fasern und den dunkelgelben Muskeln ausfüllt. Was es mit dieser Substanz für eine Bewandtniss hat, weiss ich vorderhand nicht anzugeben, doch lässt sich die Aehnlichkeit mit gewissen Formen des embryonalen Bindegewebes nicht verkennen." In der Aorta von Kindern konnte v. Ebner aus allen Schichten, wo Muskeln sich finden, wellige Fasern von 2—3 μ Durchmesser isoliren, die etwas blässer als elastische Fasern sind und bald glatt, bald uneben erscheinen. Frisch zeigen sie keine Streifung, durch Behandlung mit Essigsäure und Natronlauge quellen sie auf und zeigen dann eine Streifung. Er hält diese Gebilde für Bindegewebsstreifen.

Was mich anlangt, so glaube ich mich auf Grund der erwähnten Methoden von dem Vorkommen von intermuskulärem Bindegewebe in allen Schichten der Aortenwandung überzeugt zu haben. Durch sie konnte ich das Vorhandensein desselben beim Neugeborenen nachweisen. Allerdings war es hier noch in sehr geringer Menge vorhanden und lag in Form von feinen Streifchen den concentrischen Fasern an. Die Menge des Bindegewebes nimmt hier mit der Entfernung von der Adventitia ab. Bei den von mir untersuchten Erwachsenen fand ich sowohl in der Aorta ascendens (also unabhängig von der Nabelblutbahn Thoma's), als auch in der Aorta descendens reichliche Bindegewebsmengen. In der Media liegt dasselbe mit constanter Regelmässigkeit zwischen je zwei Muskelschichten und schliesst eine concentrische elastische Lamelle ein, von der die Verbindungsfasern durch dasselbe hindurch und durch die Muskulatur zu den benachbarten concentrischen Lamellen hinziehen (Fig. 5 Taf. XXXI). In der Adventitia bildet es den hauptsächlichen Bestandtheil.

Nun noch einige Worte über den dritten Bestandtheil der Aorta — über das elastische Gewebe. Dasselbe ist von allen Autoren in übereinstimmender Weise beobachtet worden. So besteht, wie auch ich mich überzeugen konnte, in der Intima ausser der Elastica interna, die in zwei Lamellen gespalten ist, von denen die innere ihrerseits in einige Reihen longitudinal

verlaufender Fasern aufgelöst ist, sowohl im Stratum subendotheliale, als auch im Stratum interlamellare ein Netz von feinen Fäserchen. In dem ersteren haben sie vorwiegend eine circuläre Richtung, in dem letzteren eine longitudinale. In der Media sind die elastischen Elemente aus Platten oder Lamellen zusammengesetzt, die ich ihrer charakteristischen Anordnung wegen „concentrische elastische Lamellen" nennen will. Zwischen denselben befindet sich, wie wiederholt betont wurde, ein Netz von „Verbindungsfasern", die theils eine zur Längsachse annähernd parallel verlaufende Richtung haben, theils Querfasern sind, d. h. in der zur Längsachse annähernd senkrechten Ebene verlaufen. Letztere Fasern sind bis jetzt, wie mir scheint, nicht scharf genug hervorgehoben worden, obgleich sie vielleicht einen ebenso grossen Bestandtheil des Elastins der Media bilden, wie die concentrischen Lamellen selbst.

In der Adventitia Aortae sind die elastischen Fasern nicht so zahlreich, wie in anderen Gefässen. Sie haben in den inneren Partieen derselben eine mehr longitudinale Richtung (Stratum elasticum longitudinale), in den äusseren eine mehr circuläre (Stratum elasticum circulare). Doch lassen sich, wie bereits mehrfach erwähnt, diese beiden Schichten nicht scharf voneinander trennen, sondern gehen allmählich ineinander über.

Werfen wir einen kurzen Rückblick auf die geschilderten Verhältnisse, so sehen wir zunächst in Bezug auf die Altersveränderungen, dass

1. die Intima und Media mit zunehmendem Alter an Dicke zunehmen;

2. die Dickenzunahme bis zum erwachsenen Zustande am stärksten ist, was ja ganz natürlich ist, dass sie aber auch später weiter geht, wenn auch in weit geringerem Maasse und allmählich immer abnehmend;

3. die Dickenzunahme der Media relativ geringer ist als die der Intima;

4. die Dickenzunahme der beiden Schichten auf ein weiteres Wachsthum der beim Neugeborenen schon vorhandenen Bestandtheile zurückzuführen ist;

5. ein Theil der concentrischen elastischen Lamellen der Media in den späteren Jahren sich in Elacin umwandelt, und

6. in der Media, in der Nähe der äusseren Lamelle der

Elastica interna eine Zone sich in unbekannter Weise verändert, eine Veränderung, die sich durch eine grössere Fähigkeit polychromes Methylenblau aufzunehmen kund giebt (betreffs 5 und 6 siehe „Carotis").

In Bezug auf die der Aorta speciell zukommenden Structurverhältnisse können wir Folgendes sagen:

1. Dass in keiner Schicht derselben (mit alleiniger Ausnahme der Media der 70jährigen Frau, p. 595) eine Längsmuskelschicht beobachtet werden kann; ebensowenig eine „elastisch muskulöse Schicht" in der Intima.

2. Dass in der Media neben den vorherschenden, rein circulären Muskelfasern sich auch vielfach schräg verlaufende vorfinden, die mit den ersteren einen mehr oder minder spitzen Winkel, mitunter sogar einen dem rechten sich nähernden bilden. Solche longitudinale Bündel können in der Media in allen Schichten vorkommen; in der Intima findet man ebenfalls, aber nur in der interlamellären Schicht, in der Nähe der äusseren Lamelle der Elastica interna schräg und longitudinal verlaufende Bündel.

3. Dass in der Adventitia Aortae keine Muskulatur vorzukommen scheint.

4. Dass Bindegewebe schon beim Neugeborenen in allen Schichten der Aortenwandung nachzuweisen ist.

5. Dass dasselbe meist interlamellär ist, d. h. zwischen je zwei Muskellagen eine Bindegewebslage vorhanden ist, durch deren Mitte die concentrische Lamelle verläuft.

6. Dass in der Adventitia ein Stratum elasticum longitudinale — nach innen gelegen und ein Stratum elasticum circulare — nach aussen, wenn auch nicht ganz scharf, unterschieden werden kann.

Wir werden bald sehen, dass alle hier aufgestellten Sätze zum grössten Theil auch für zwei der wichtigsten Aeste der Aorta — die A. subclavia und A. carotis communis beibehalten werden können.

II. A. subclavia.

Im Anschluss an die Aorta will ich nun in wenigen Worten auch den Bau der Subclavia berühren. Diese Arterie verhält sich sowohl während des intra- als auch während des extra-

uterinen Lebens der vorigen äusserst ähnlich. Ueber ihre Entwickelung finden wir nur bei Thoma (83) einige Angaben, da Aschoff blos die Aorta, Carotis, Brachialis und Femoralis untersucht hat. Ersterer konnte, wie bereits erwähnt, bei dem jüngsten von ihm untersuchten Embryo im Aortensystem die drei Arterienhäute unterscheiden; die Intima bestand bei der in Rede stehenden Arterie ausschliesslich aus einer leicht gefalteten elastischen Membran und einer dünnen Endothelschicht. Während die Media Aortae in diesem Alter nach Thoma's (83) Angaben aus einer grossen Anzahl circulär verlaufender elastischer Lamellen zusammengesetzt erschien, waren in den Seitenzweigen derselben die elastischen Lamellen nur wenig zahlreich oder fehlten vollständig. Die Adventitia erscheint als eine dicht gewebte bindegewebige Schicht, die etwa $^1/_2$ oder $^1/_3$ so gross ist, wie die Media. Ihre inneren Schichten sind reich an elastischen Fasern und gehen ohne scharfe Grenze in die äussere Lage der Media über. In der äusseren Partie finden sich Vasa vasorum.

Bei den beiden anderen Embryonen, die Thoma untersucht hat (30—33 Wochen alt) waren die Verhältnisse ebenso, nur stärker ausgesprochen. Die Elastica interna fand er häufig in mehrere Blätter aufgelöst.

1. Subclavia des Neugeborenen.

Die Intima ist 5 μ dick und besteht aus einer dünnen, sich wenig von den concentrischen Lamellen der Media abhebenden elastischen Innenhaut. Zwischen ihr und dem Endothel findet man, wie bei der Aorta, an einzelnen Stellen Andeutungen einer subendothelialen Schicht: feine Bindegewebsstreifchen ohne elastische Fasern. Die Dicke der Media beträgt 306 μ. In derselben lassen sich 38—42 elastische concentrische Lamellen erkennen, von welchen die inneren häufig unterbrochen erscheinen und sich schwer durch das ganze Gefässlumen verfolgen lassen, während die äusseren etwas dicker und zusammenhängender sind. Zahlreiche Verbindungsfasern gehen nach den verschiedenen Richtungen hin. Im Verhalten der Muskulatur und des Bindegewebes kann kein Unterschied von dem der Aortenmedia des Neugeborenen beobachtet werden.

Die Adventitia hat denselben Bau, wie die oben beim Fötus beschriebene. Sie besteht hauptsächlich aus der Elastica

externa, Bindegewebe und in den inneren Partieen aus longitudinal gerichteten elastischen Fasern (Stratum elasticum long.), in den äusseren aus circulär verlaufenden (Stratum elasticum circulare). Vasa vasorum finden sich in der ganzen Adventitia.

2. Subclavia eines 16jährigen Knaben.

Die Dicke der Intima dieser Arterie beträgt 48 μ. Sie hat denselben Bau, wie die der Aorta, nur fehlen ihr die bei letzterer beschriebenen und in Fig. 5 Taf. XXXI abgebildeten longitudinalen Muskelbündel in der Nähe der Lamina externa der elastischen Innenhaut. Die interlamelläre Schicht besteht somit nur aus Bindegewebe mit elastischen Fasern, welche dieselbe Richtung wie bei der Aorta haben.

Dagegen unterscheidet sich die Media bei diesem Individuum von der der Aorta durch eine grössere Anzahl parallell zur Längsachse des Gefässes gerichteter Muskelfasern, welche sich hauptsächlich in der inneren Partie concentriren und hier eine zusammenhängende Schicht bilden. Ausserhalb dieser Schicht tritt keine Abweichung von dem Bau der Aorta auf. Die Zahl der concentrischen elastischen Lamellen beträgt 37. Die Dicke der ganzen Media 510 μ.

Ebenso lässt sich in der Adventitia keine Abweichung von der der Aorta finden.

3. Subclavia eines 50jährigen Mannes.

Die Intima lässt alle die Schichten erkennen, die wir schon häufig erwähnt haben: Unter dem Endothel die subendotheliale Schicht mit vorwiegend circulär verlaufenden elastischen Fasern, dann die in einige Reihen längsgerichteter Fasern aufgelöste innere Lamelle der Elastica interna, hinter dieser die interlamelläre Schicht von bindegewebiger Natur mit longitudinalen elastischen Fasern, endlich die äussere Lamelle der Elastica interna. Die Dicke der Intima ist 165 μ.

In der Media, die 682 μ misst, finden wir dieselbe Erscheinung wie beim vorher beschriebenen Individuum: in der Nähe der äusseren Lamelle der Elastica interna eine ziemlich dicke Schicht längsgerichteter Muskelfasern. Die Zahl der concentrischen elastischen Lamellen beträgt 48. Dieselben liegen

weiter auseinander, sind viel feiner als die der Aortenmedia desselben Individuums, die Verbindungsfasern liegen ebenfalls nicht so dicht nebeneinander, dadurch entsteht zwischen je zwei concentrischen Lamellen ein ziemlich grossmaschiges Netz, das die Muskulatur und das Bindegewebe durchzieht. Letzteres ist im Vergleich zur Aorta in grösseren Mengen um die Muskelbündel herum gelagert.

Die Adventitia hat den bekannten Aortentypus.

4. Subclavia einer 70jährigen Frau.

Die Intima ist 174,8 μ dick und stimmt vollkommen in ihrem Bau mit der vorherbeschriebenen überein.

Die Media ist 711 μ dick und hat im Allgemeinen den Aortentypus. Die bei den beiden vorherbeschriebenen Individuen beobachtete Längsmuskelschicht tritt hier nicht so klar als Schicht zu Tage, vielmehr sind es hier einzelne Bündel, die sich in der Nähe der Intima localisiren und eine bald schräge, bald longitudinale Richtung aufweisen. Die 33—36 concentrischen elastischen Lamellen zeigen an verschiedenen Stellen, ebenso wie die des vorher beschriebenen Individuums, eine theilweise Umwandlung in Elacin. Desgleichen treten bei den beiden letztgenannten Individuen bei der Färbung mit polychromem Methylenblau an verschiedenen Stellen der Media die bereits bei der Aorta erwähnten, intensiv blau gefärbten Partieen von Bindegewebe und Muskulatur auf.

Die Adventitia lässt keine Besonderheiten erkennen.

Versuchen wir nun die Veränderungen, welche die einzelnen Schichten mit zunehmendem Alter durchmachen, klar zu legen und beginnen wie beim vorigen Gefässe mit der Betrachtung ihrer Dickenverhältnisse. Eine tabellarische Zusammenstellung der einzelnen Maasse wird auch hier die Uebersicht erleichtern:

Alter	Intima	Media
Neugeborener . .	5 μ	306 μ
16jähriger Knabe .	48 μ	510 μ
50jähriger Mann .	165 μ	682 μ
70jährige Frau . .	174,8 μ	711 μ

Nach dieser Tabelle beträgt die Dickenzunahme der Intima:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 43 μ oder 860%;
2. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum 16jährigen Knaben 117 μ oder 243,7% (gegenüber 127 μ oder 235,2% der Aorta);
3. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 9,8 μ oder 5,3%.

Die Dickenzunahme der Media:

1. beim 16jähr. Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 204 μ oder 66%;
2. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum 16jährigen 172 μ oder 34% (gegenüber 219 μ oder 25 % der Aorta);
3. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jähr. Mann 29 μ oder 4,2%.

Endlich verhält sich die Dickenzunahme der Intima im Vergleich zu der der Media:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen wie 13 : 1;
2. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum 16jähr. Knaben wie 7,1 : 1 (gegenüber 9,4 : 1 bei der Aorta derselben Individuen);
3. bei der 70jähr. Frau im Vergleich zum 50jähr. Manne wie 1,26 : 1.

Wir sehen somit aus diesen verschiedenen Berechnungen, dass alle oben bei der Aorta aufgeführten Sätze in Bezug auf Dickenzunahme der einzelnen Schichten auch für diese Arterie Gültigkeit haben, vorausgesetzt wiederum, dass hier keine individuellen Verschiedenheiten im Spiele sind. Ausserdem finden wir, dass die relative Dickenzunahme der Intima im Vergleich zur Media bei der Aorta stets eine grössere ist als bei der Subclavia, was vielleicht mit der Abnahme des Blutdruckes in der letzteren Arterie gegenüber der Aorta in Zusammenhang gebracht werden kann. Auch in Bezug auf das Gewebe, durch dessen Vermehrung die Vergrösserung der einzelnen Schichten zu Stande kommt, stimmt die Subclavia mit der Aorta überein. Auch hier finden wir in der Intima des 16jährigen Knaben sowohl eine subendotheliale, als auch interlamelläre Schicht, die mit zunehmendem Alter auch an Dicke zunehmen, während beim Neu-

geborenen nur Spuren der subendothelialen Schicht zu constatiren sind. Dasselbe gilt auch von der Media, wo das interlamelläre Bindegewebe im höheren Alter (beim 50jährigen Manne und bei der 70jährigen Frau) die Muskulatur an Menge zu überwiegen scheint.

Auch die Zahl der concentrischen elastischen Lamellen verhält sich bei den verschiedenen Altersstufen so, wie bei der Aorta. Wir finden nämlich:

beim Neugeborenen in der Media	38—42	*El. c. L.*	
beim 16jährigen Knaben	„ 37—40	„	„ „
beim 50jährigen Manne	„ 48	„	„ „
bei der 70jährigen Frau	„ 33	„	„ „

woraus geschlossen werden kann, dass auch hier keine gesetzmässige Zunahme der elastischen Lamellen mit zunehmendem Alter stattfindet, sondern bei verschiedenen Individuen verschiedene Mengen sich vorfinden können.

Was nun den speciellen Bau dieser Arterie anlangt, so finden wir in der Litteratur nur wenig Angaben darüber. Thoma (83) beschreibt sie im Zusammenhang mit der Aorta und findet bei ihr, wie bei der letzteren, in der Intima zwischen dem Endothel und der Elastica interna elastisch-muskulöse Schichten eingeschoben, die in den ersten zwei Lebensjahren nach der Geburt nicht merklich an Ausdehnung und Mächtigkeit gewinnen, während sie im fünften Lebensjahre schon relativ mächtig sind (namentlich an den Theilungs- und Verästelungsstellen).

Desgleichen giebt Bardeleben (78) an, dass die Subclavia sich durch grossen Reichthum an Längs- und Spiralmuskeln auszeichnet, und beschreibt „nach innen von der Media" eine Zone von Längsmuskeln, die 3—4 Reihen Muskelfasern enthält, die zwischen 3 elastischen Platten liegen; ausserdem erwähnt er noch eine 0,27 mm breite Schicht in der inneren Längsfaserschicht (innere Theil der Intima). Wie aus der Beschreibung des Baues dieser Arterie bei den einzelnen Individuen hervorgeht, konnte ich nirgends in der Intima Längsmuskelbündel auffinden, dagegen liess sich bei den drei letztbeschriebenen Individuen dicht hinter der ersten concentrischen Lamelle in der Media eine etwa 6 μ breite Schicht von schräg- und längsver-

laufenden Muskeln constatiren, was auch von den beiden oben genannten Autoren erwähnt wird. Bardeleben fand sogar in der Media die Längsmuskulatur stärker entwickelt als die schräg- und querverlaufenden Muskeln. Während die ersteren nach seinen Angaben eine Breite von 0,4 mm besitzt, sind die letzteren nur 0,27 mm breit. Dieses trifft jedoch für die von mir untersuchten Individuen keineswegs zu. Ob in der Adventitia Längsmuskulatur vorhanden ist, kann Thoma nicht angeben, bei allen von mir untersuchten Individuen war eine solche in der Adventitia nicht zu finden.

Aus dieser Schilderung geht somit, kurz zusammengefasst, Folgendes hervor:

1. In Bezug auf die durch das Alter bedingte Dickenzunahme gleicht die Subclavia vollkommen der Aorta, d. h. auch bei ihr nehmen mit zunehmendem Alter die beiden inneren Schichten an Dicke zu und zwar ist auch hier die relative Dickenzunahme der Intima stärker als die der Media.

2. Die relative Dickenzunahme der Intima im Vergleich zur Media ist bei der Subclavia kleiner als bei der Aorta und zwar ist das Verhältniss folgendes:

a) beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen wie 1 : 1,93;

b) beim 50jährigen Manne im Vergleich zum 16jährigen Knaben wie 1 : 1,32 und

c) bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne wie 1 : 1,1.

3. Die Dickenzunahme aller Schichten geschieht durch Wachsthum der beim Neugeborenen schon vorhandenen Bestandtheile.

4. Im höheren Alter wandelt sich ein Theil des elastischen Gewebes in Elacin um; ausserdem tritt noch eine andere Veränderung ein, die sich dadurch kennzeichnet, dass einige Stellen der zwischen den elastischen Fasern gelegenen Schichten von Muskulatur und Bindegewebe polychromes Methylenblau stärker aufnehmen als die anderen.

In Bezug auf den Bau können wir zunächst sagen:

1. dass die Subclavia sich im Grossen und Ganzen analog der Aorta gebaut zeigt;

2. dass sie jedoch im Gegensatz zu dieser in der Media, in der Nähe der Lamina externa der Elastica interna eine Zone längsverlaufender Muskelbündeln aufweist, welche sich bei allen Individuen mit Ausnahme des Neugeborenen auffinden lässt;

3. dass die Adventitia keine Muskulatur besitzt.

III. A. carotis communis.

1. Die embryonale Entwicklung derselben.

Dieselbe schliesst sich nach Aschoff (92) in den wesentlichen Punkten dem Entwickelungsgange der Aorta genau an, deshalb kann sich ihre Beschreibung auf einige Entwickelungsstufen beschränken.

Während die Aorta, wie wir oben gesehen haben, beim jüngsten von Aschoff untersuchten Embryo von der Gesammtlänge von 4,3 cm bereits drei Schichten erkennen liess, zeigt die Carotis bei demselben Embryo nur die beginnende Differenzirung ihrer Wandung: das mit Blut gefüllte Lumen ist von einem deutlich erkennbaren Endothel umgeben; nach aussen vom letzteren findet sich eine concentrisch angeordnete Reihe von Kernen; die übrigen Kerne sind unregelmässig in der Umgebung vertheilt. Noch im selben Monat vollzieht sich jedoch die hier begonnene Differenzirung vollständig: bei einem Embryo von der Gesammtlänge von 5,6 cm (Scheitel bis Steiss 4,3) zeigt die Carotis nach aussen vom Endothel eine glashelle Membran, deren Beschaffenheit Aschoff nicht genauer bestimmen konnte. Dann folgen zwei oder drei dichtgedrängte Reihen von runden oder ovalen Kernen, die in einer homogenen Grundsubstanz eingebettet liegen, endlich einige Reihen von verschiedenartig geformten, weiter auseinanderstehenden Kernen. Es lassen sich somit die drei Schichten: Intima, Media und Adventitia schon hier unterscheiden. Das Gleiche findet sich bei den zwei übrigen Embryonen, welche dem dritten Schwangerschaftsmonat angehören. Bei dem letzten von der Gesammtlänge von 7,1 cm (Scheitel bis Steiss 5,2 cm) treten in der Adventitia Vasa vasorum auf.

Im vierten Monat, bei einem Embryo von 16,7 cm Gesammtlänge (Scheitel bis Steiss 10,5 cm), ist die hinter dem Endothel

liegende Elastica interna scharf ausgebildet, jedoch relativ wenig gefaltet. Die Media besteht aus ca. 7 Reihen meist ovaler Kerne; die einzelnen Kernreihen sind durch elastische Lamellen geschieden. Gegen die Adventitia hin ist die Media meist scharf abgegrenzt, nur sind ihre Kerne grösser als die der Adventitia. Letztere haben ebenso wie die Grundsubstanz vorwiegend eine longitudinale Richtung.

Dasselbe Bild, nur schärfer ausgeprägt, zeigt die Carotis eines fünfmonatlichen Embryo von der Gesammtlänge von 18,5 cm (Scheitel bis Steiss 10,0).

Beim folgenden Embryo von 28,0 cm Gesammtlänge (Scheitel bis Steiss 16,0) beobachtete Aschoff eine Veränderung der Carotisintima, die darin bestand, dass an einzelnen Stellen zwischen Endothel und Elastica interna eine kernhaltige Schicht eingeschoben war, wodurch eine Verdickung eintrat; dieselbe besteht nicht aus elastischem Gewebe, dagegen spricht die von ihm angewandte Fuchsinfärbung. Ob die darin enthaltenen Kerne als Muskelkerne oder Bindegewebskerne aufzufassen sind, konnte er nicht entscheiden.

Das weitere Wachsthum der einzelnen Schichten geschieht durch Vermehrung der einzelnen Elemente: Die Kerne und elastischen Lamellen der Media nehmen an Zahl und Dicke zu, doch ist diese Zunahme sehr unregelmässig; die elastischen Lamellen sind in den äusseren Partieen dicker und dichter als in den inneren. — Auch die Adventitia geht Veränderungen ein. So sieht man bei einem Embryo von 28,6 cm Gesammtlänge (Scheitel bis Steiss 17,5) in derselben dicht an der Grenze der Media zahlreiche longitudinal verlaufende, feine elastische Fäserchen auftreten, die sich bei den folgenden Embryonen verstärken und deutlicher werden. Die vorhin erwähnte Verdickung der Intima findet sich bei einem Embryo von der Gesammtlänge von 46,0 cm (Scheitel bis Steiss 20,0 cm) wieder. Etwa in der Ausdehnung eines Drittels des Gefässumfanges ist sie zu beobachten. Ihre Beschaffenheit ist dieselbe wie bei dem vorigen Embryo, nur liegen in den äusseren Theilen dieser Schicht, dicht an der Elastica interna, einige longitudinale, zarte elastische Fäserchen.

Ob diese Schicht die von Thoma angenommene „elastisch

muskulöse" Schicht ist oder nicht, lässt Aschoff dahingestellt sein. Thoma (83) selbst beschreibt in der Carotis communis in der Nähe des Aortenbogens resp. der Anonyma einen etwas complicirteren Bau der Intima: die Elastica interna ist nach ihm an dieser Stelle in zwei bis drei Lamellen gespalten, „zwischen denen Zellen auftreten, die nach ihrer ganzen Erscheinung sich als glatte Muskelfasern deuten lassen".

An diese Untersuchungen schliessen sich nun meine Beobachtungen über den Bau der Carotis communis in verschiedenen Altersstufen an. Auch ich werde mich kurz fassen können, da der Bau dieses Gefässes im Grossen und Ganzen demjenigen der Aorta mehr oder weniger entspricht.

2. Die Carotis communis des Neugeborenen.

Die Intima ist ca. 3 μ dick und besteht an den meisten Stellen des Gefässumfanges nur aus der dem Endothel unmittelbar anliegenden einblätterigen Elastica interna. Letztere ist überall deutlich zu erkennen und hebt sich durch ihre Dicke von den benachbarten feineren, concentrischen, elastischen Lamellen der Media ab. Sie ist im Vergleich zu den elastischen Innenhäuten anderer Gefässe, z. B. der später zu beschreibenden A. iliaca communis, weniger geschlängelt und nicht so dick wie jene. Wie bei der Aorta und der Subclavia des Neugeborenen, so finden wir auch hier an einzelnen Stellen zwischen dem Endothel und der Elastica eine bindegewebige subendotheliale Schicht eingeschoben, die aber sehr zart ist und an keiner Stelle des Gefässumfanges eine beträchtlichere Ausdehnung gewinnt.

Die Media ist etwa 286 μ dick und zeigt überall den Aortentypus: sie besteht aus etwa 22—26 concentrisch verlaufenden elastischen Lamellen, zwischen denen Muskulatur und Bindegewebe in der oben beschriebenen Anordnung eingeschlossen sind. Das Bindegewebe ist noch sehr zart und nur an gut gelungenen Präparaten zu erkennen. Zwischen je zwei elastischen Lamellen lässt sich ein Netz von feinen elastischen Verbindungsfasern deutlich erkennen.

Die Adventitia ist ca. 548 μ dick und besteht aus collagenem Bindegewebe und elastischen Fasern. Letztere sind vorwiegend longitudinal gerichtet, nur in den äusseren Partieen der Adventitia sind auch solche von circulärer Richtung vor-

handen. Eine scharfe Trennung der Adventitia in zwei Schichten (in das Stratum elasticum longitudinale und circulare) ist auch hier, wie bei der Aorta, nicht möglich. Vasa vasorum und Nerven lassen sich leicht erkennen.

3. Die Carotis communis eines 16jährigen Knaben.

Die Intima ist etwa 34 μ dick und besteht aus Bindegewebe und Elastica interna, welche analog der Intima Aortae in zwei Lamellen gespalten ist: in eine in mehrere Reihen longitudinaler Fasern aufgelöste innere und eine äussere Lamelle. Zwischen diesen liegt das Stratum interlamellare mit vorwiegend longitudinal verlaufenden elastischen Fasern, während das Stratum subendotheliale vorwiegend circulär gerichtete aufweist. Im Gegensatz zur Aorta finden wir auch hier wie bei der Subclavia keine Spuren von glatten Muskelfasern.

Die Media ist etwa 490 μ dick, besitzt ebenfalls den Aortentypus: sie besteht aus ca. 60—64 concentrischen elastischen Lamellen, die durch Quer- und Längsfasern verbunden sind, welche das zum grössten Theil interlamellär angeordnete, in ziemlicher Menge vorhandene Bindegewebe durchziehen. Die Muskulatur hat dieselbe Anordnung, wie in den vorher beschriebenen Gefässen, d. h. zwischen je zwei Muskelschichten befindet sich eine Bindegewebsschicht, durch deren Mitte die concentrische elastische Lamelle verläuft. Sie ist durchweg circulär gerichtet und sowohl auf den Quer- als auch auf den Längsschnitten lassen sich keine longitudinal gerichteten Muskelbündel erkennen.

Die Adventitia ist 530 μ dick und besteht aus Bindegewebe und elastischen Fasern, die in der inneren Partie eine Längsrichtung besitzen, in der äusseren eine circuläre, doch ist der Uebergang sehr allmählich, sodass eine scharfe Eintheilung in ein Stratum elasticum longitudinale und circulare nicht gut möglich ist. Vasa vasorum sind in grosser Menge zu finden.

4. Die Carotis communis eines Erwachsenen.

(Mitte der Dreissiger.)

Eine eigenthümliche, jedoch bereits beobachtete und beschriebene (Aschoff (92), Hilbert (95)) Erscheinung in der Carotisintima tritt besonders schön bei diesem Individuum zu

Tage: wir finden nämlich hier an den gegenüberliegenden Hälften derselben eine ganz verschiedene Dicke der inneren Haut. Während die eine Hälfte sich verhält gegenüber der Aortenintima wie 49 : 62, steht die gegenüberliegende Hälfte zu derselben im Verhältniss von 1 : 4[1]).

Der Bau dieser Intima ist dem der vorigen ähnlich. Die subendotheliale Schicht ist bindegewebiger Natur und weist longitudinal verlaufende elastische Fasern auf. Etwas näher der Elastica interna bilden diese eine zusammenhängende Schicht, die ich als ein Homologon der inneren Lamelle der Elastica interna ansehe. Die interlamelläre Schicht, die ebenfalls aus Bindegewebe und longitudinalen elastischen Fasern besteht, ist im Verhältniss zur subendothelialen schmal. Die ganze Dicke der Intima beträgt 98 μ an der einen Hälfte und 496 μ an der entgegengesetzten Hälfte.

Die Media und Adventitia sehen denen der eben beschriebenen Carotiden so ähnlich, dass auf eine detaillirte Beschreibung derselben verzichtet werden kann. Die Dicke der ersteren beträgt 628 μ, die Zahl der in ihr enthaltenen elastischen Lamellen 46.

5. Carotis eines 50jährigen Mannes.

Die subendotheliale Schicht der Intima ist noch breiter als im vorigen Falle und enthält im Bindegewebe zahlreiche, circulär angeordnete elastische Fasern. Die innere Lamelle der Elastica interna ist auch hier durch eine Schicht längsverlaufender elastischer Fasern ersetzt. Ebensolche finden sich in der schmalen interlamellären Schicht, die ebenfalls nur aus Bindegewebe zusammengesetzt ist und keine Muskulatur aufweist. Die Dicke der Intima ist 147 μ.

Die Media ist 712 μ dick und hat denselben Typus, wie die Aorta. Nur finden wir hier neben den vorwiegend circulär verlaufenden Muskelfasern auch solche von schräger und longitudinaler Richtung, die zerstreut zwischen den ersteren, vorzugs-

1) Fast genau dieselben Zahlen gibt Hilbert für das Verhältniss der einen Hälfte der Intima zur anderen bei einer 43 Jahre alten Frau (95, p. 229, Fall 8.).

weise aber in den äusseren Parteien der Media liegen. Wie ich schon bei der Aorta betonte, handelt es sich hierbei nicht um eine selbständige Schicht, sondern um zufällige Abweichungen von der circulären Richtung. Die in der Media vorhandenen ca. 30—40 concentrischen elastischen Lamellen sind theilweise in Elacin umgewandelt und weisen die eigenthümliche Schlängelung dieser Fasern auf.

Das Stratum elasticum longitudinale der Adventitia ist stark entwickelt und nicht scharf von dem circuläre Fasern enthaltenden Theile der Adventitia zu trennen. Vasa vasorum finden sich vorzugsweise in der letzteren Abtheilung, doch kann man auch in der ersteren, allerdings etwas feinere, erkennen.

6. Carotis communis einer 70jährigen Frau.

Die subendotheliale Schicht (*S. s.* Fig. 2 Tafel XXX) ist von zahlreichen circulären elastischen Fasern durchzogen; weiter nach aussen finden wir eine aus zarten, elastischen, longitudinal angeordneten Fasern bestehende Schicht, welche als innere Lamelle der Elastica interna aufzufassen ist (*El. i. i.*). Nach aussen von dieser finden wir wieder die zarte interlamelläre Schicht (*S. i.*), die im Bindegewebe circulär und längs verlaufende Fasern aufweist. Die Elastica interna, äusseres Blatt, ist, wie aus der Figur hervorgeht, zum grössten Theil in Elacin umgewandelt. Die Dicke der Intima beträgt im Durchschnitt 162 μ.

Die Media weist ebenfalls an vielen ihrer elastischen concentrischen Lamellen (die Anzahl derselben beträgt 48—50) Elacinveränderung auf; an anderen Stellen sind die Lamellen unterbrochen, so dass sie das Aussehen grösserer Fasern haben. Die Muskulatur ist im Gegensatz zur Media des vorher beschriebenen Individuums ausschliesslich circulär geordnet. Die Dicke der Media ist 768 μ.

Die Adventitia ist der vorigen vollkommen ähnlich.

Was zunächst die Dickenverhältnisse der einzelnen Schichten der eben bei den verschiedenen Individuen geschilderten Arterie anlangt, so lässt sich folgende Tabelle aufstellen[1]):

1) Die hier ausgeführten Zahlen für die Dicke der Intima beziehen sich stets auf die dünnere Hälfte der Carotis.

Alter	Intima	Media	Adventitia
Neugeborener	3 μ	286 μ	—
16jähriger Knabe	34 μ	490 μ	—
Erwachsener (Mitte der Dreissiger). .	98 μ	628 μ	—
50jähriger Mann	147 μ	712 μ	—
70jährige Frau	162 μ	768 μ	—

Daraus folgt, dass die Dickenzunahme der Intima beträgt:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 31 μ oder 1033%;
2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben 64 μ oder 188%;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen 49 μ oder 50%:
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 15 μ oder 10,2%;

Die Dickenzunahme der Media beträgt:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 204 μ oder 71%;
2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben 138 μ oder 28%;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen 84 μ oder 13,3%;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 56 μ oder 7,8%;

Somit steht die Dickenzunahme der Intima zu der der Media:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen wie 14,5 : 1;
2. beim Erwachsenen im Vergleich zum 16jährigen Knaben wie 6 : 1;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen wie 3,8 : 1;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne wie 1,3 : 1.

Wir sehen somit, dass die von uns für die zwei oben beschriebenen Gefässe aufgestellten Sätze in Bezug auf die Dickenzunahme der einzelnen Arterienschichten auch für die Carotis

gelten, nämlich, dass einmal die Intima mit zunehmendem Alter an Dicke gewinnt, zweitens dass dasselbe auch für die Media gilt, und schliesslich, dass die Intima mit zunehmendem Alter relativ stärker an Dicke zunimmt als die Media.

Wenden wir uns nun der Besprechung der zweiten Altersveränderung zu, nämlich der Umwandlung des elastischen Gewebes in Elacin. Wie dies auf dem Präparate erscheint, ist auf Fig. 2 Taf. XXX dargestellt worden. Man sieht hier den grössten Theil der äusseren Lamelle der Lamina elastica interna blau gefärbt, desgleichen auch verschiedene Stellen der concentrischen Lamellen, während die dazwischen liegenden Theile hell geblieben sind. Die blauen Stellen sind die in Elacin umgewandelten elastischen Lamellen, wie sie bei der Färbung mit polychromem Methylenblau zu Tage treten. Das Wort „Elacin" ist zum ersten Male von Unna gebraucht, der auf S. 993 seiner „Histopathologie der Haut" Folgendes darüber sagt: „Bei den soeben genannten Doppelfärbungen (Methylenblau-neutrales Orcein; Wasserblau-Safranin) findet man nun aber weiter constant in der mittleren und unteren Cutis ebenfalls basisch (d. h. methylenblau oder safraninroth) gefärbte, geschwungene, stilrunde, breite Fasern und Bündel solcher, welche gewöhnlichen, dicken, elastischen Fasern täuschend ähnlich sehen. Nun ist aber sonst in diesen Schnitten keine einzige elastische Faser gefärbt, wie denn ja auch eine Tinktion von Elastin in basischen Lösungen basischer Farbstoffe eine unerhörte Sache ist. Wenn man aber derartige Schnitte mit darauf folgenden vergleicht, welche mit saurem Orcein gefärbt sind, so bemerkt man, dass diese Fasern und Faserzüge dennoch dem elastischen Gewebe angehören. Nur entsprechen die dort basisch (blau oder roth) gefärbten Fasern innerhalb der Gesammtdarstellung des Elastins solchen, welche auffallend schwach tingirt sind. Abschwächung der Tingibilität der elastischen Fasern ist auch von Schmidt und Reizenstein notirt. Aber es ist ihnen entgangen, dass hier ein ganz verändertes Elastin, eine basophile Substanz vorliegt. Auch erscheinen die Fasern gewöhnlich etwas schwächer gebogen, manchmal angeschwollen und mögen wohl schon oft bei der gleichzeitigen Abnahme ihrer Tingibilität gegenüber den gewöhnlichen saueren Elastinfärbungen für aufgequollene und dem Zerfall entgegengehende elastische

Fasern gegolten haben. Das sind sie aber keineswegs, sie sind vielmehr sehr dauerhaft, und werden uns bei sehr chronischen Affectionen, nämlich in Narben und bei der colloiden Degeneration der Haut wieder begegnen. Aus diesen Gründen ist eine eigene Bezeichnung für diese Substanz nothwendig und ich nenne sie im Hinblick auf ihre tinktoriell saure Eigenschaft und um zugleich an ihre Herkunft zu erinnern: Elacin. Ausser durch die genannten Doppelfärbungen wird noch weiter das Elacin vorzüglich dargestellt durch Entfärbung der mit polychromem Methylenblau gefärbten Schnitte mittels Tannin oder einer Mischung von Säurefuchsin und Tannin."

Auf S. 1013 u. 1014 bei der Besprechung der mechanischen Veränderungen der Schwangerschaftsstriae sagt er Folgendes:

„Ausser diesen mechanischen Veränderungen des elastischen Gewebes gibt es aber auch noch structurelle, welche bei einer specifischen Färbung auf Elacin hervortreten. Alle Striae, die ich untersuchte, enthielten in grösserer oder geringerer Menge elastische Fasern, welche in Elacin umgewandelt waren, sich mit den Elastinfärbungen nur sehr schwach, dagegen mit basischen Farbstoffen stark färbten und ihre scharfen rankenförmigen Krümmungen verloren hatten. Sie entsprachen mithin ganz den Elacinfasern, welche man in seniler Haut findet und allein auf diesen Befund hin kann man die Stria nicht mehr bloss zu den mechanischen Deformationen der Haut stellen, sondern muss sie zu den wahren, regressiven Metamorphosen rechnen. Dass derselbe ein zufälliger sei, erscheint mir deshalb ausgeschlossen, weil es sich um Personen im mittleren Lebensalter handelte und die Striae selbst immer mehr Elacinfasern enthalten als die Randpartieen, in welchen sich die Anhäufung der durchrissenen Elastinfasern befindet. Hin und wieder trifft man in der Mitte der Stria auf sehr dicke, gequollene, aber doch mit basischen Farben stark tingible Elacinfasern und auf kleine Elacinklumpen, gerade so wie neben dem rareficirten Elastinnetz auch einzelne isolirte Elastinklumpen sichtbar werden.

Es ist nun von besonderem Interesse wahrzunehmen, dass die Elacinfasern, welche die Stria durchqueren, sich physikalisch ganz anders verhalten wie die Elastinfasern. Sie sind nicht in der Mitte durchrissen und auseinander gewichen, und demgemäss auch nicht an den Randpartieen zusammengeschnellt und ange-

häuft, sondern — ähnlich wie die collagenen Fasern — einfach gestreckt und im ausgeschnittenem Präparate doch nur wenig wellig gebogen. Es scheint mir hieraus mit Sicherheit hervorzugehen, dass die Elacinfasern gegenüber den Elastinfasern an Elasticität verloren haben, unelastisch, plastisch geworden sind, und wir werden daher auch sonst, wo dieselben reichlich vorhanden sind — in seniler Haut, Narben, bei colloider Degeneration und beim Myxödem — eine Abnahme der Hautelasticität histologisch erkennen können. Vermöge dieser physikalischen Differenz des Elastins und Elacins häufen sich gerade innerhalb der Striae die Elacinfasern, ausserhalb derselben die Elastinfasern an.“

Bis jetzt sind somit Elacinfasern beobachtet worden: in seniler Haut alter, der Witterung stark ausgesetzter Leute, im Narbengewebe, bei colloider Degeneration, Myxödem und Striae. Ich konnte sie in den drei beschriebenen Arterien in grösserer oder geringerer Menge vorfinden. Doch stimmen meine Befunde in Bezug auf Form und Dicke der Elacinfasern mit den Unna-schen nicht ganz überein. Nach ihm sind es, wie aus dem eben Vernommenen hervorgeht, seltener geschlängelte, breitere Fasern, als die elastischen, in den Gefässen schien es mir dagegen, als ob sie sich durch eine ganz charakteristische, häufig wiederkehrende Schlängelung auszeichnen würden, obwohl ich nicht leugnen kann, dass ich auch Elacinfasern von fast ganz geradem Verlaufe gesehen habe. Jedenfalls kann der Verlauf der Fasern keineswegs als irgendwie charakteristisches Merkmal dienen. Auch in Bezug auf die Breite konnte ich keinen Unterschied zwischen den Elacinfasern und den Elastinfasern finden.

Wenden wir die oben aus dem Unna'schen Werke citirten Angaben auf die Arterien an, so müssen wir uns sagen, dass das Auftreten von Elacinfasern in der Arterienmedia, nach Unna die beginnende Elasticitätabnahme des Gefässes anzeigen müsse, letztere kann aber nicht ohne Folgen für die Arterienwandung sein, denn der Verlust der Elasticität muss eine Verlangsamung des Blutstromes herbeiführen und letztere wiederum steht, wie wir später sehen werden, nach der Ansicht von Thoma (91) in direktem Zusammenhang mit der Entstehung der Arteriosclerosis nodosa und diffusa. Zum besseren Verständniss dieser

Verhältnisse müssen wir jedoch einige allgemeine Bemerkungen über die Ursachen der Arteriosclerose vorausschicken.

Dieselbe ist — ich folge hier im Wesentlichen der Beschreibung von Marchand (94) — früher als eine primäre Erkrankung der Intima aufgefasst worden, nur waren die verschiedenen Forscher verschiedener Ansicht über das Wesen derselben. So fasste Kreysig (15) sowohl die Degeneration, als auch die Ulceration und Verknöcherung der Arterienwände als Folge einer Entzündung auf, während Lobstein (33) die Ansicht vertrat, dass die Verdickung der Intima, die Bildung gelber Platten und weicher gelber Massen zwischen Intima und Media nicht durch Entzündung, sondern durch gestörte Ernährung hervorgebracht sei. Er war es auch, der dieser Erkrankung den Namen „Arteriosclerose" gegeben hat. Rokitansky (44) liess die Verdickung der Intima durch Auflagerung eines Eiweisskörpers aus dem Blute entstehen; diese Ansicht finden wir noch in den ersten Auflagen seines Werkes über die wichtigen Erkrankungen der Arterien, während in den späteren Auflagen die bald zu erwähnende Virchow'sche Ansicht niedergelegt ist. Donders und Jansen (48) schlossen sich der ursprünglichen Ansicht Rokitansky's an. Sie nahmen als erstes Stadium eine schichtweise Ablagerung auf die innere Oberfläche der Arterien an, welche dann in breiige Erweichung oder in Verknöcherung übergehen, endlich zu allmälicher Zerstörung der inneren und mittleren Haut und zur Aneurysmenbildung führen sollte. Ganz anderer Ansicht war Virchow (56): er betrachtete den atheromatösen Process als eine parenchymatöse Entzündung der Intima, bei welcher das Wesentliche die Wucherung der zelligen Elemente und die Veränderung der Intercellularsubstanz ist, während der fettige Zerfall und die Verkalkung secundäre Erscheinungen sind. Diese Theorie wurde aber dann von Traube (71), Koster (74) und Stroganow (76) widerlegt, die den Nachweis führten, dass die sclerotischen Verdickungen durch Einwanderung von farblosen Blutkörperchen erzeugt werden. Während diese Autoren, wie wir sehen, die Intima als den primären Sitz der Erkrankung ansehen, lieferte zuerst Koester (75) den Beweis, dass jede Wucherung der Intima eingeleitet und hervorgerufen wird durch einen mesarteriitischen Process, d. h. durch eine entzündliche Gewebsneubildung, welche sich von der Adventitia in die Media und

von dieser in die Intima entlang dem Verlaufe der Vasa vasorum fortpflanzt. Er war es auch, der nachwies, dass die Vasa nutritia nicht nur in der Adventitia, sondern auch in den äusseren Parthien der Media schon normalerweise vorhanden sind, bei der Sclerose sogar in den inneren Theilen der letzteren und selbst in der Intima gefunden werden können. Während also Koester der Ansicht ist, dass das Auftreten von neugebildeten Vasa vasorum die Ursache der Arteriosclerose bildet, betrachtet es Thoma (91) und mit ihm seine Schüler Schulmann (92), Mehnert (88), v. Zwingmann (91) als erste pathologische Veränderung der krankhaften Gefässwand und als Ursache die Elasticitätsabnahme der Gefässwand. Sie stellen sich den Vorgang folgendermaassen vor: die Elasticitätsabnahme ruft infolge der stärkeren Dehnung der Gefässwand durch den Blutdruck eine Erweiterung des Gefässlumens hervor, dadurch entsteht eine Stromverlangsamung, welche bei längerer Dauer den Anstoss zu einer Contraction der Media gibt, und wenn diese nicht ausreicht, zur Herstellung der normalen Stromgeschwindigkeit des Blutes, zu einer Bindegewebsneubildung. Diese Bindegewebsneubildung geht nach ihren Untersuchungen so lange vor sich, bis entweder der Blutstrom in seinem Restlumen die normale Geschwindigkeit erreicht hat, oder bis das Lumen völlig geschlossen ist, wenn die Verzögerungen des Stromes so gross sind, dass sie einem völligen Stillstande gleichkommen. Am Schlusse seiner Arbeit (91) stellt Thoma nun den aus dem Dargelegten hervorgehenden Satz auf, „dass die primäre diffuse und knotige Arteriosclerose und Phlebosclerose auf einer durch verschiedenartige allgemeine Ernährungsstörungen veranlassten Schwächung der Gefässwand beruhen, welche sich physikalisch durch eine Elasticitätsabnahme kundgeben".

Diese Elasticitätsabnahme der Gefässwand, die Thoma auf „allgemeine Ernährungsstörung" zurückführt, könnte nun — und dies ist der Grund, weshalb ich darauf so ausführlich eingegangen bin, zum Theil hervorgerufen oder verstärkt werden durch die Umwandlung des elastischen Gewebes der Media in Elacin, welches, wie wir oben aus den Unna'schen Auseinandersetzungen gesehen haben, ein minder elastisches Gewebe, als das erstgenannte darstellt. Man würde sich dann die Entstehung der Arteriosclerose, wenigstens derjenigen, die ohne besondere

Ursache im vorgeschrittenen Alter auftritt und klinisch als Altersveränderung der Gefässe aufgefasst wird, folgendermaassen vorstellen können. Zunächst wird ein Theil des elastischen Gewebes in Elacin umgewandelt. Dadurch wird die Elasticität der Media herabgesetzt, der Blutdruck dehnt die Gefässwand aus, das Gefässrohr wird weiter, und die Folge davon ist eine Verlangsamung des Blutstromes. Um die normale Blutstromgeschwindigkeit wieder herzustellen, muss das Gefässlumen verkleinert werden. Das kann geschehen einmal dadurch, dass die Media sich contrahirt, dann aber, wenn diese Contraction nicht ausreicht, dadurch, dass von innen her durch Bindegewebswucherung der Intima die regelmässige Form des Gefässquerschnittes hergestellt wird. — Daraus ersieht man, welche Bedeutung der Nachweis von Elacinfasern in den Gefässen haben könnte. Ich kann mich hier auf den Hinweis der Möglichkeit eines Zusammenhanges der Elacinbildung mit den erwähnten Vorgängen beschränken. Einer späteren, an reicherem und vielseitigerem Material ausgeführten Untersuchung bleibt es vorbehalten nachzuweisen, in wie weit die hier von mir aufgestellten Vermuthungen den wirklichen Thatsachen entsprechen. Vielleicht bietet sich noch mir selbst Gelegenheit, eine solche Untersuchung vorzunehmen, jedenfalls schien es mir wichtig, die Aufmerksamkeit Anderer auf die bis jetzt noch unbekannte Erscheinung zu lenken.

Was nun die zweite von mir beobachtete Veränderung anlangt, die darin besteht, dass bei der Färbung mit polychromem Methylenblau einige Parthien der Media den Farbstoff gierig aufnehmen, wodurch diese Stellen stark blau gefärbt erscheinen, so kann ich darüber nichts Bestimmtes aussagen. In der Aorta liegen diese Parthien stets in der Nähe der Intima und bilden hier eine mit wenigen Unterbrechungen durch den ganzen Schnitt hindurchziehende Zone, in der jedoch Kerne und elastische Fasern sich deutlich erkennen lassen. In der Subclavia und Carotis liegen die blau gefärbten Parthien mehr zerstreut und finden sich sowohl in den inneren, als auch in äusseren Theilen der Media. Einige Male schien es mir, als ob gerade an dieser Stelle eine Zunahme des Bindegewebes auf Kosten der Muskulatur sich constatiren liesse, doch trifft dieses erstens nicht für alle Fälle zu, und zweitens, wenn dieses der Fall wäre, bliebe noch immer räthselhaft, warum gerade dieses Bindegewebe und diese Mus-

kulatur den Farbstoff so gierig aufnimmt, während die anliegenden Theile sich ihm gegenüber so gleichgültig verhalten?

Kehren wir nun nach dieser kleinen Abschweifung zu unserer Carotis zurück und betrachten wir die speciell ihr zukommenden Structureigenthümlichkeiten. Dieselben sind analog der Subclavia nicht zahlreich, da die Carotis communis nach den übereinstimmenden Beobachtungen aller Autoren und nach meinen eigenen Befunden der Aorta sehr ähnlich gebaut ist. Kölliker sagt in Bezug auf die elastischen Platten oder Häute (unsere concentrischen elastischen Lamellen), dass sie in der Carotis communis (neben der Aorta abdominalis und dem Truncus anonymus) am schönsten und regelmässigsten entwickelt seien, fügt jedoch hinzu, dass die Verhältnisse bei verschiedenen Individuen sehr wechseln, was mit dem, was wir oben gesehen haben, völlig übereinstimmt.

Was die Musculatur dieser Arterie anlangt, so giebt Bardeleben (78) an, dass sie in der inneren Längsfaserschicht eine ca. 0,05 mm dicke Längsmuskulatur besitzt, ausserdem in der Zwischenzone zwischen ihr und der Media eine ca. 0,06—0,075 mm starke. In der Media bilden nach seinen Angaben die Ringmuskeln die Hauptmasse, doch finden sich auch Reihen von längs- und schiefverlaufenden. Diese Angaben werden auch von Thoma (83) bestätigt. Er giebt an, dass im Verlaufe der Carotis communis, wo diese ohne erhebliche Beugung oder Astabgabe in der Halsregion emporsteigt, schon im fünften Lebensjahr eine nach innen von der Elastica interna gelegene, vielfach unterbrochene Zone von längsgerichteten Zellen auftritt, die unzweifelhaft muskulöser Natur sind. In der Tunica media soll nach ihm ebenfalls sehr viel Längsmuskulatur vorhanden sein. Diesem Befund kann ich nur theilweise zustimmen, indem ich, wie aus dem Obigen hervorgeht, der Ansicht bin, dass es sich hier keineswegs um selbständige Muskelzonen handelt, sondern um eine mehr zufällige Abweichung von der normalen circulären Richtung. Zweitens ist es mir nicht möglich gewesen, letztere in so grosser Menge zu beobachten, wie es den erwähnten Forschern gelungen ist. Vielmehr fand ich nur vereinzelte Bündel ausschliesslich in der Media und auch diese nicht bei allen Individuen, sodass ich mich schon aus diesem Grunde allein zur obigen Annahme berechtigt halte (vergl. auch die Beschreibung

der Carotis bei den einzelnen Individuen). Resumiren wir diese Betrachtung, so sehen wir:

1. dass die Carotis sich in Bezug auf die Altersveränderungen analog den beiden vorher beschriebenen Arterien verhält: die Intima und Media nehmen mit zunehmendem Alter an Dicke zu, erstere stärker als letztere. Die relative Dickenzunahme der Intima zur Media ist bei der Carotis kleiner als bei der Aorta. Das Verhältniss ist:
   1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 1 : 1,7;
   2. beim Erwachsenen (Mitte der Dreissiger) im Vergleich zum 16jährigen Knaben 1 : 1,3;
   3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen 1 : 1,28;
   4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 1 : 1,08.

   Ein bestimmtes Verhältniss zur Subclavia lässt sich nicht nachweisen.

2. Dass diese Arterie auch in Bezug auf ihren Bau keine wesentlichen Unterschiede von der Aorta erkennen lässt, sowohl in Bezug auf die Muskulatur und das Bindegewebe als auch auf die elastischen Lamellen resp. Fasern.

IV. A. iliaca communis (unterer Theil).

Während die bis jetzt beschriebenen Arterien annähernd denselben Bau zeigten, den Ranvier mit dem Namen des „type élastique" belegte, weicht die nun zu schildernde A. iliaca communis wesentlich von denselben ab. Schon während des intrauterinen Lebens sieht man, wie Thoma's (83) Untersuchungen zeigen, dass bereits an der Theilungsstelle der Aorta abdominalis in die Iliacae communes die Dicke der Tunica media sich etwa um die Hälfte vermindert. Zugleich wird auch die Zahl der elastischen Lamellen erheblich kleiner, sowohl absolut als relativ. Weiter gegen die Peripherie hin schwinden auch die wenigen übrig bleibenden elastischen Elemente, so dass die Media ziemlich rein muskulös erscheint. In diesem Stadium (es handelt sich um Embryonen von 30—33 Wochen) zeigt die Intima eine möglichst einfache Structur, d. h. sie besteht nur aus Endothel und Elastica interna.

1. Iliaca communis eines Neugeborenen.

Die Intima ist 6 μ dick und besteht nur aus der Elastica interna. Diese liegt dem Endothel unmittelbar an und zeichnet sich einmal durch ihre Schlängelung, dann durch ihre Dicke aus; sie ist dicker als die Elastica interna der Carotis und Subclavia.

Die Media ist im Verhältniss zur Adventitia äusserst schmal, da sie nur 30 μ misst. Sie zeigt 3—4 concentrische elastische Fasern, die durch zahlreiche Verbindungsfasern sowohl unter einander, als auch mit der Elastica interna und der Elastica externa der Adventitia in Zusammenhang stehen. In den Maschen des auf diese Weise entstandenen Netzes sind Muskelbündel zu sehen und zwischen diesen äusserst feine, kaum zu erkennende Bindegewebsmengen, welche den Charakter des „interfasciculären Bindegewebes" aufweisen.

Die Adventitia ist, wie erwähnt, gegen die Media durch eine scharf hervortretende Elastica externa abgegrenzt. Hinter dieser finden wir eine Schicht longitudinal verlaufender elastischer Fasern, die zum Theil mit der äusseren Elastica durch Verbindungsfasern zusammenhängen. Dies ist am schönsten an denjenigen Stellen zu sehen, wo ein grösserer Zwischenraum zwischen der Elastica externa und dem Stratum elasticum longitudinale auf künstlichem Wege bei der Präparation erzeugt worden ist. Von der Schicht der längsverlaufenden elastischen Fasern hebt sich scharf und klar die der circulär verlaufenden ab — das Stratum elasticum circulare. In der ganzen Adventitia finden sich Vasa vasorum und Nerven. Glatte Muskelfasern konnte ich beim Neugeborenen in der Adventitia nicht finden. Die Dicke der Adventitia ist = 324 μ.

2. Iliaca communis eines 16jähigen Knaben.

(Fig. 4 Taf. XXXI).

Die Intima ist 44 μ dick. Sie besteht aus der in zwei Lamellen gespaltenen Elastica interna (*El. i.*). Zwischen der inneren Lamelle (*El. i. i.*) und der äusseren (*El. i. e.*) sehen wir die aus Bindegewebe und circulär und longitudinal verlaufenden elastischen Fasern bestehende interlamelläre Schicht (*S. i.*). Die innere elastische Lamelle ist bedeutend dicker als die äus-

sere, die durch Verbindungsfasern mit den benachbarten concentrischen elastischen Fasern der Media zusammenhängt. Letztere ist 28 μ dick und enthält mehrere Reihen kürzerer oder längerer concentrischer elastischer Fasern, die durch das intermuskuläre Bindegewebe verlaufen. Sie sind durch andere Fasern verbunden, welche theils in der der Längsachse des Gefässes parallel gerichteten Ebene verlaufen, theils durch solche, welche in der Querschnittsebene liegen. Von den letzteren können wir sehr deutlich zwei Arten unterscheiden: solche, die die nebeneinander liegenden concentrischen Fasern verbinden, und solche welche durch mehrere Schichten hindurch zwei weiter von einander entfernte concentrische Fasern verbinden. Erstere sind die „schräg verlaufenden queren Verbindungsfasern" (*El. s. F.*), letztere die „radiären Fasern" (*El. r. F.*). Solche radiäre Fasern sind in grosser Anzahl auf der Fig. zu sehen, in den inneren Partieen der Media spärlicher, in den äusseren dagegen dicht gedrängt nebeneinander. An der ersteren Stelle laufen sie zur äusseren Lamelle der Elastica interna hin, an der zweiten stehen sie in directem Zusammenhang mit den einzelnen Fasern der Schicht der längsverlaufenden elastischen Fasern der Adventitia (Stratum elasticum longitudinale *S. el. l.* Was die Muskulatur der Media anlangt, so ist sie ausschliesslich circulär verlaufend. Man sieht auf dem Querschnitt schöne grosse manchmal ovale, manchmal stabförmige Kerne, die zwischen zwei Bindegewebsschichten nur je eine einfache Lage bilden, sodass Muskelgewebe und Bindegewebe regelmässig miteinander abwechseln. Das Bindegewebe zeigt zum grössten Theil den interlamellären Typus, doch ist es an einigen Stellen auch interfasciculär, so dass anzunehmen ist, dass es sich hier um die Uebergangsform zwischen dem rein interfasciculären Bindegewebe der kleineren Arterien und dem interlamellären der grossen z. B. der Aorta, Subclavia, Carotis, handelt.

Die Adventitia ist im Vergleich zum Neugeborenen bedeutend schmaler: während sie sich dort zur Media verhielt, wie 10 : 1, ist hier das Verhältniss der beiden Schichten etwa wie 2 : 1. Auch hier kann die Adventitia in 2 Schichten scharf getrennt werden: in eine innere, die nur longitudinal verlaufende elastische Fasern aufweist — Stratum elasticum longitudinale (*S. e. l.*) und eine äussere, die circuläre Fasern besitzt — Stra-

tum elasticum circulare (*S. e. c.*). In der letzteren sehen wir auch Vasa vasorum (*V. v.*). Auf Präparaten, die nach der Unna'schen Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode behandelt worden, sehen wir in der vorzugsweise roth gefärbten äusseren Schicht (Adv.) auch grosse Parthien von gelber Färbung; vergleichen wir diese Stellen mit den entsprechenden auf dem Lithioncarminpräparate, so sehen wir hier auf dem Querschnitte viele Gruppen von runden Kernen, die zweifellos Muskelzellen angehören, denn auf dem Längsschnitte sind die Kerne langgestreckt, stabähnlich. Wir haben es somit in der Adventitia der A. iliaca communis des 16 jährigen Mannes mit einer Schicht längsgerichteter Muskelfasern zu thun, die zu grösseren Bündeln vereinigt sind, welche durch Bindegewebslagen von einander getrennt werden. Diese Muskulatur liegt zum grössten Theil in der äusseren Hälfte des Stratum elasticum longitudinale (*S. el. l.*), hier sind auch die elastischen Fasern viel spärlicher, als in der inneren Hälfte, woselbst sie so dicht gedrängt nebeneinander liegen, dass sie als Homologon der beim Neugeborenen so schön ausgesprochenen Elastica externa aufgefasst werden können.

3. Iliaca communis des Erwachsenen.

(Mitte der Dreissiger.)

Diese Arterie zeigt in ihrem Bau keine Abweichungen von der ebenbeschriebenen. Die Intima ist 58 μ dick, die Media 398 μ, die Adventitia dagegen hat an Breite abgenommen, so dass sie bei diesem Individuum nur die Breite der Media besitzt. In allen Schichten sind die Verhältnisse genau wie oben, beim 16 jährigen Manne.

4. Iliaca communis eines 50jährigen Mannes.

Die Intima, die eine Breite von 64 μ erreicht hat, besteht aus denselben Bestandtheilen, wie die vorigen, nur finden wir hier die Elastica interna in 3—4 Lamellen aufgelöst, an manchen Stellen bildet sie sogar ein ganzes Netz, sodass die interlamelläre Schicht durch diese circulär verlaufenden elastischen Fasern in mehrere Abschnitte getrennt werden kann. Sie ist bindegewebiger Natur und hat ausser den circulären noch longitudinalgerichtete elastische Fasern.

Die Media ist 460 μ dick und zeigt im wesentlichen denselben Bau, wie die der vorhergeschilderten Gefässe. Nur auf dem Längsschnitte finden wir eine Erscheinung, die bei den vorigen nicht beobachtet werden konnte: wir sehen nämlich auf Schnitten, die mit Orcein behandelt worden sind, an vielen Stellen von der Adventitia aus eigenthümliche bald dickere, bald dünnere Zapfen von elastischem Gewebe in die Media hineinragen. Diese Zapfen werden dann durch bogenförmige mit der Convexität nach der Media hin stehende elastische Fasern mit einander verbunden, wodurch die in der Nähe der Adventitia liegende Muskulatur der Media in einzelne Abschnitte getrennt wird. Letztere ist ausschliesslich von circulärer Richtung und bildet ebenfalls wie beim 16jährigen Manne, zwischen zwei Bindegewebslagen je eine Schicht.

Die Adventitia kann wie bei den vorigen in zwei Schichten getrennt werden: in das innere Stratum elasticum longitudinale und das äussere Stratum elasticum circulare. Die Muscularis ist bei diesem Individuum ebenfalls stark entwickelt. Sie besteht aus einzelnen Längsmuskelbündeln, die durch Bindegewebe von einander getrennt, hauptsächlich in der äusseren Hälfte des Stratum elasticum longitudinale liegen.

5. Iliaca communis einer 70jährigen Frau.

Im Gegensatze zu den vorher geschilderten finden wir in der Intima dieser Frau eine ziemlich breite subendotheliale Schicht, die aus Collagen und parallel zur Längsachse des Gefässes gerichteten elastischen Fasern besteht. Die interlamelläre Schicht ist dementsprechend viel schmaler als bei den vorigen, so dass an manchen Stellen die beiden Lamellen der Elastica interna ganz nahe an einander kommen. Die Dicke der Intima ist 66 μ.

Die Media ist 482 μ dick und unterscheidet sich in ihrem Bau von der des 50jährigen Mannes nur durch das Fehlen der bei diesem beschriebenen eigenthümlichen bogenförmigen Bildung des elastischen Gewebes.

Der Bau der Adventitia entspricht dem der vorher beschriebenen vollkommen.

Ebenso verschieden wie der Bau dieser Arterie sind

auch die Wachsthumsverhältnisse derselben von denen der vorher beschriebenen Arterien. In der That sehen wir, dass die einzelnen Maasse, welche die folgende Tabelle aufzustellen erlauben:

Alter	Intima	Media	Adventitia
Neugeborener	6 μ	30 μ	—
16jähriger Knabe	44 μ	281 μ	—
Erwachsener (Mitte der Dreissiger) .	58 μ	398 μ	—
50jähriger Mann	64 μ	460 μ	—
70jährige Frau	66 μ	482 μ	—

sich wesentlich unterscheiden von denen, die wir für die anderen Arterien erhalten haben. Hier finden wir nämlich, dass die Dickenzunahme der Intima beträgt:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 38 μ oder 633%;
2. beim Erwachsenen im Vergleich zum 16jährigen Knaben 14 μ oder 31%;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen 6 μ oder 10,3% und
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jähr. Manne 2 μ oder 3%.

Die Dickenzunahme der Media beträgt dagegen:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen 251 μ oder 840%;
2. beim Erwachsenen im Vergleich zum 16jährigen Knaben 117 μ oder 42%;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen 62 μ oder 16%;
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jährigen Manne 22 μ oder 4,7%.

Danach verhält sich die relative Dickenzunahme der Intima zu der der Media:

1. beim 16jährigen Knaben im Vergleich zum Neugeborenen wie 1 : 1,3;

2. beim Erwachsenen im Vergleich zum 16jährigen Knaben wie 1 : 1,3;
3. beim 50jährigen Manne im Vergleich zum Erwachsenen wie 1 : 1,5 und
4. bei der 70jährigen Frau im Vergleich zum 50jähr. Manne wie 1 : 1,56.

Mit anderen Worten: wir finden zunächst, dass bei der A. iliaca wie bei den anderen die zwei inneren Schichten, d. h. Intima und Media, mit zunehmendem Alter an Dicke gewinnen, dass jedoch im Gegensatz zu den bisher geschilderten Arterien, nicht die Intima stärker zunimmt, sondern die Media. Ferner constatiren wir auf Grund der dritten Berechnung, dass das Verhältniss der Dickenzunahme der Intima zu dem der Media in allen Altersstufen annähernd dasselbe ist. Es ist ja möglich, dass es sich bei unserem kleinen Materiale hierbei nur um individuelle Eigenthümlichkeiten handelt, also nur um einen Zufall, doch ist es wohl eher wahrscheinlich, dass diejenigen Gefässe, die einen von dem Aortentypus abweichenden Bau besitzen, auch andere Wachsthumsverhältnisse haben; indessen finde ich in der Literatur keine Angaben darüber und auch mir war es nicht möglich, weitere eigene Erfahrungen über diesen Gegenstand zu sammeln, so dass es vorderhand unentschieden bleibt, ob es sich hier um einen blossen Zufall oder um ein mehreren Gefässen zukommendes Wachsthumsverhältniss handelt. Diese Frage zu entscheiden muss einer späteren Untersuchung überlassen werden.

Was nun die bei den anderen Gefässen beobachteten Greisenveränderungen anlangt, so war hier nichts davon zu sehen. Weder liessen sich bei der Färbung mit polychromem Methylenblau Elacinfasern nachweisen, noch sah man die tief blau gefärbten Partieen.

Ueber den Bau dieser Arterie finden wir in der Litteratur nur wenig Angaben; die meisten Autoren beschränken sich auf den Hinweis, dass diese Arterie einen der Aorta ähnlichen Bau besitzt. Dies gilt jedoch, wie ich hier ausdrücklich betonen will, nur für den oberen Theil; der untere dagegen hat denjenigen Typus, den Ranvier (75, 89) mit dem Namen des „type musculaire", bezeichnete. Er scheint auch diese Arterie ihm zuzurechnen, denn er sagt auf S. 429: „En comparant entre

elles des coupes longitudinales de différentes artères, on arrive à se convaincre d'abord qu'il entre dans toutes les mêmes éléments, et qu'au point de vue de groupement de ces éléments il y a deux types principaux d'artères: le type élastique ou aortique et le type musculaire. Au premier appartiennent l'aorte, les carotides et le tronc de l'artère pulmonaire; à l'autre, les artères des membres jusqu'aux capillaires." Dagegen finden wir in der Histologie von Böhm und Davidoff (95) die allerdings etwas unbestimmte Angabe, dass bei den grössten Arterien, z. B. A. pulmonalis, carotis, iliaca, die Tunica media durch eine Anzahl elastischer Membranen in eine Reihe concentrisch verlaufender Schichten zerlegt wird, welche relativ wenig Muskulatur, dagegen viel elastische Elemente besitzen. — Dieser Widerspruch bezüglich des Baues der in Rede stehenden Arterie lässt sich durch die bereits oben angeführte Thatsache erklären, dass die obere Hälfte derselben den Aortentypus besitzt, während die untere Hälfte den Typus der mittelgrossen Arterien zeigt.

Was zunächst die Intima der Iliaca anlangt, so giebt Thoma (83) an, dass in dem Anfangstheile die Structur derselben in dem ersten Lebensjahr noch sehr einfach sei, d. h. sie besteht noch immer aus Endothel und Elastica interna, die relativ dick ist. Allein früher oder später treten zwischen diesen beiden Schichten wieder streifige zellreiche Bindegewebslagen hervor, die zunächst nur als einzelne Flecke erscheinen und noch kein zusammenhängendes Lager bilden, später aber, so z. B. im fünften Lebensjahr, eine deutlich ausgesprochene Schicht bilden. Muskulöse Fasern wären hier nur sehr wenig zu finden. Es scheint, dass in dieser Beziehung grosse individuelle Verschiedenheiten vorkommen, denn ich konnte bei den fünf von mir untersuchten Individuen nur in einem Falle (bei der 70jährigen Frau) eine subendotheliale Bindegewebsschicht nachweisen, während bei allen anderen nur eine interlamelläre Schicht vorhanden war. Von glatten Muskelfasern aber konnte ich nirgends eine Spur entdecken, wenn auch Bardeleben behauptet, dass die Iliaca communis eine innere Längsmuskelzone in der Breite von 0,075 mm besitzt, die „aus 3—4 Reihen Muskeln zwischen 4—5 elastischen Platten bestehe". Auch in der Media findet er Längs- und Schiefmuskeln in einer Stärke von 0,45 mm; die Ringmuskeln betragen nach ihm nur

0,55—0,575 mm. Bresgen (75), der sich hauptsächlich mit dem Bau der A. iliacae beschäftigt hat, sah in einigen Fällen in der Media Ringmuskulatur, in welche entweder vereinzelte Längsmuskelbündel eingesprengt waren, oder die Schichten der ersteren wechselten mit solchen von Längsmuskulatur von gleicher oder halber Dicke ab, so dass er zur Ansicht kommt, dass der Bau des Arterienrohres keineswegs ein durchgehends bestimmtes, sondern mannigfachen Schwankungen unterworfener ist. Dieser Ansicht schliesse ich mich gern an, da ich nur auf diese Weise den Unterschied zwischen meinen Befunden, bei denen sich keine längsgestellten Muskelfasern in der Media ergaben, und denen der angeführten Autoren erklären kann.

Was nun die Muskulatur der Adventitia anlangt, so stimmen die Angaben der Autoren (Bresgen, Bardeleben, Thoma etc.) mit den meinigen vollkommen überein. Auch ich konnte hier eine stark entwickelte Schicht von längsverlaufenden Muskelbündeln nachweisen, die zu grösseren Gruppen angeordnet, von Bindegewebslagen umgeben, in der äusseren Hälfte des Stratum elasticum longitudinale liegen. Sie sind auf Fig. 4 Taf. XXXI dargestellt (*M.*).

In Bezug auf die Details siehe oben.

Fassen wir kurz die Ergebnisse dieser Untersuchung der Iliaca communis zusammen, so sehen wir in Bezug auf die Altersveränderung:

1. dass die beiden inneren Schichten mit zunehmendem Alter an Dicke zunehmen, entsprechend den vorher beschriebenen Gefässen;

2. dass aber im Gegensatz zu diesen hier die Media stärker an Dicke zunimmt als die Intima;

3. dass das Verhältniss der Dickenzunahme der beiden Schichten zu einander in allen Altersstufen annähernd dasselbe ist,

4. dass hier keine Elacinveränderung nachweisbar ist.

In Bezug auf den Bau der Iliaca wäre zu sagen:

1. dass die obere Hälfte mehr der Aorta entspricht, während die untere mehr den mittelgrossen Arterien gleicht;

2. dass in den untersuchten Theilen dieser Arterie in den beiden inneren Schichten keine Längsmuskelfasern gefunden werden konnten;

3. dass dagegen in der Adventitia, in der äusseren Hälfte des Stratum elasticum longitudinale regelmässig eine Schicht längsgestellter Muskelfasern beobachtet werden konnte.

Nachdem wir den Bau und die Wachsthumsverhältnisse der einzelnen Arterien kennen gelernt haben, wollen wir einige allgemeine Betrachtungen über die Structurverhältnisse der grösseren Arterien anknüpfen, wie sie sich uns von dem Eingangs erwähnten Standpunkte aus aufgefasst darbieten. Dieser Aufgabe kann ich mich um so leichter unterziehen, als durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. Schiefferdecker, der mir die Abbildung der Arteria lingualis überliess, ich im Stande bin drei charakteristische Arterienbilder beizufügen, die, wie ich hoffe, zur Klärung der gerade bei den Arterien oft so complicirten Verhältnisse beitragen werden.

Ich habe bereits erwähnt, dass ich im Anschluss an die Ansicht des Herrn Prof. Schiefferdecker (96), der sich bei der Aufstellung der Nomenclatur zum Theil auch der vorliegenden Untersuchung bedient hat, jede Arterie als ein Endothelrohr auffasse, welches eine mit mehr oder weniger Einlagerungen muskulöser oder elastischer Natur versehene Bindegewebshülle (Membrana accessoria) erhält, und dass ich letztere in 3 Abschnitte: Intima, Media und Adventitia eintheile. Verfolgen wir nun an der Hand der drei beigefügten Abbildungen, die wohl als Hauptrepräsentanten der grösseren Arterien angesehen werden können, den Bau dieser einzelnen Schichten. Wenn wir von der relativ sehr einfach gebauten A. lingualis ausgehen (Fig. 3 Taf. XXX), so sehen wir, dass die Intima aus der dicken, scharf hervortretenden, stark geschlängelten Elastica interna (*El. i.*) besteht, die jedoch nicht unmittelbar unter dem Endothel liegt, sondern zwischen sich und diesem eine Bindegewebsschicht aufnimmt, die ihrer Lage wegen als Stratum subendotheliale (*S. s.*) bezeichnet worden ist. Etwas complicirter erscheint nun diese Schicht bei der A. iliaca communis, die als Uebergangsform zwischen der relativ einfachen Lingualis und der complicirten Aorta aufzufassen ist. Hier finden wir die Elastica interna in zwei Lamellen gespalten: in eine innere (*El. i. i.*) und eine äussere (*El. i. e.*). Die erstere ist bei weitem stärker, als die letztere und liegt unmittelbar unter dem

Endothel, so dass bei diesem Gefäss das Stratum subendotheliale fehlt. Dafür finden wir aber zwischen der inneren und der äusseren elastischen Lamelle eine stark entwickelte Bindegewebsschicht eingelagert, die zahlreiche, aber sehr feine, circulär und longitudinal verlaufende elastische Fasern enthält; letztere stehen zum Theil in directem Zusammenhang mit den elastischen Lamellen, sind als Verbindungsfasern derselben aufzufassen und erweisen sich zum Theil als directe Abspaltungsprodukte jener Lamellen (Fig. 4 Taf. XXXI). Diese Schicht ist Stratum interlamellare genannt worden (*S. i.*).

Am complicirtesten ist der Bau der Intima Aortae (Fig. 5 Taf. XXXI). Hier finden wir die Elastica interna in zwei Lamellen aufgelöst: in eine äussere (*El. i. e.*), die die Form einer elastischen Membran noch deutlich erkennen lässt und eine innere (*El. i. i.*), die in eine Anzahl in Reihen angeordneter elastischer Fasern sich aufgelöst hat. Zwischen diesen beiden Lamellen finden wir das Stratum interlamellare (*S. i.*), das hier jedoch nicht bloss bindegewebiger Natur ist, sondern an seinem äussersten Rande auch einige zur Längsaxe des Gefässes parallel gerichtete Muskelbündel enthält. Im Bindegewebe verlaufen vorzugsweise längsgerichtete elastische Fasern, die, wie dies ausgezeichnet auf Längsschnitten zu sehen ist, im wesentlichen als Abzweigungen der äusseren Lamelle aufzufassen sind. Zwischen dem Endothel und der inneren elastischen Lamelle befindet sich die ebenfalls stark entwickelte subendotheliale Schicht (*S. e.*), die aus Bindegewebe und theils circulär, theils longitudinal verlaufenden elastischen Fasern besteht. Letztere stehen ebenfalls mehr oder weniger in Zusammenhang mit der inneren Lamelle der Elastica interna (*El. i. i.*).

Wir sehen somit, dass es hauptsächlich die Elastica interna ist, welche durch die verschiedene Gestalt, die sie annehmen kann, der Intima das eigenartige Gepräge verleiht.

Auch die Media ist bei der A. lingualis relativ am einfachsten gebaut. Gegen die Intima und Adventitia ist sie durch eine stärker als an anderen Stellen entwickelte Bindegewebsschicht abgegrenzt, durch welche Verbindungsfasern verlaufen, die entfernt liegende concentrische elastische Fasern mit der Elastica interna resp. Elastica externa in Zusammenhang

bringen. Diese Fasern sind die radiären Verbindungsfasern (*El. r. F.*). Die innere unter der Elastica interna liegende Bindegewebsschicht ist das Stratum subelasticum (*S. s. el.*), die äussere, vor der Elastica externa liegende — das Stratum submusculare (*S. sm.*). Zwischen diesen beiden Schichten finden wir eine Anzahl circulär verlaufender Muskelbündel (*M.*), zwischen denen das intermuskuläre Bindegewebe liegt (*i. B.*). Dieses hat hier noch ausschliesslich den Charakter des interfasciculären Bindegewebes. In demselben liegen auch die concentrischen elastischen Fasern (*El. c. F.*), welche auffallend wenig Verbindungsfasern, zwischen sich zeigen.

Die Media der Iliaca communis (Fig. 4 Taf. XXXI Med.) weist der Hauptsache nach denselben Bau auf. Auch hier finden wir das Stratum subelasticum (*S. sel.*) als innere Begrenzung der Media. Es ist jedoch nicht so stark entwickelt, wie bei der Lingualis, weder absolut noch relativ im Vergleich mit dem intermuskulären Bindegewebe (*i. B.*); hier finden wir eine mässige Anzahl theils longitudinal, theils circulär verlaufender elastischer Fasern, ausserdem aber noch einige, allerdings spärliche, radiäre Fasern (*El. r. F.*) die über mehrere Schichten hinweg concentrische elastische Fasern mit der äusseren Lamelle der Intima (*El. i. c.*) verbinden. Dieselben Fasern, nur in weit grösserer Anzahl und viel dichter angeordnet finden wir an der äusseren Grenze der Media. Da die Adventitia dieses Gefässes keine Elastica externa besitzt, sondern direct mit dem Stratum elasticum longitudinale (*S. el. l.*) beginnt, so kann man hier die radiären Fasern bis in diese Schicht hinein verfolgen, wo sie sich mit den longitudinal verlaufenden Fasern verbinden, ein Zeichen dafür, dass die inneren Lagen dieser der Elastica externa entsprechen. Das Stratum submusculare ist nicht scharf ausgeprägt. Hinter dem Stratum subelasticum folgt Muskulatur und Bindegewebe sich gegenseitig abwechselnd auf einander. Letzteres ist grösstentheils schon interlamellär, nur an einzelnen Stellen hat es den interfasciculären Typus. Die im Bindegewebe verlaufenden concentrischen elastischen Fasern stehen durch theils schräg, theils quer verlaufende Fasern mit einander in Verbindung; letztere können als Querfasern (s. p. 585), d. h. als annähernd in der senkrecht zur Längsachse des Gefässes liegenden

Ebene verlaufende Fasern bezeichnet werden. Von diesen müssen wiederum die radiären Fasern abgetrennt werden, weil sie einerseits durch ihre Länge, dann aber durch ihren radiusförmigen Verlauf sich vor ihnen auszeichnen. Sie finden sich auch hier, d. h. in der Mitte der Media in grosser Menge vor, und ziehen mitunter über 3 oder 4 Muskel und Bindegewebsschichten hinweg von einer concentrischen elastischen Faser zur anderen. Ausser diesen zwei Arten finden sich noch longitudinal verlaufende Verbindungsfasern. Man hat sich diese vorzustellen als Fasern, welche von oben nach unten etwas schräg, annähernd parallel zur Längsachse des Gefässes verlaufend, zwei concentrische Fasern, die in verschiedener Höhe liegen, verbinden.

Der Bau der Aortenmedia ist ein bedeutend gleichmässigerer als der der eben beschriebenen. Unter der äusseren Lamelle der Elastica interna finden wir die subelastische Schicht (*S. sel.*), die sich hier allerdings durch nichts von den übrigen intermusculären Bindegewebsschichten auszeichnet. Darauf folgt Muskulatur (*M*) und Bindegewebe (*i. B.*), beide schichtenförmig angeordnet und sich gegenseitig abwechselnd. Im letzteren verlaufen concentrisch angeordnet elastische Lamellen (*El. c. L.*), die wiederum, wie oben, durch hier sehr stark entwickelte, quer- und längsverlaufende Verbindungsfasern ein zusammenhängendes Ganzes bilden. Es fehlen hier die radiären Fasern, was sich vielleicht erklären lässt, wenn man bedenkt, dass sie doch nicht gut zwei weit auseinander liegende elastische Membranen verbinden können, da sie dann die dazwischen liegenden durchbohren müssten. Gegen die Adventitia hin ist die Aortenmedia durch eine vor der Elastica externa liegende submusculöse Schicht abgegrenzt, die ebenso wie die oben erwähnte subelastische Schicht sich von den interlamellären Bindegewebsschichten nicht weiter abhebt.

Was nun die Adventitia anlangt, so habe ich bereits erwähnt, dass sie mit der Elastica externa beginnt; hinter derselben sehen wir bei allen Arterien das Stratum elasticum longitudinale (*S. el. l.* Figg. 3, 4, 5). Bei der Lingualis und Iliaca ist diese Schicht scharf gegen die darauf folgende Schicht der circulär verlaufenden elastischen Fasern (*S. el. c.*) abgegrenzt, bei der Aorta dagegen sind beide Schichten relativ schwach entwickelt und lassen sich nicht scharf von einander abgrenzen.

Fehlt die Elastica externa als Membran, so wird sie wie z. B. bei der Iliaca durch die innere Parthie der Schicht der längsverlaufenden elastischen Fasern ersetzt, die dann auch durch radiäre Verbindungsfasern in directem Zusammenhange mit den concentrischen elastischen Fasern resp. Lamellen der Media stehen.

Schluss.

Ein Rückblick auf die vorliegende Untersuchung führt uns zu folgenden Schlüssen:

I. In Bezug auf den Bau der Arterien:

1. Jede Arterie ist als ein Endothelrohr aufzufassen, welches eine Bindegewebshülle (Membrana accessoria = Accessoria) erhält, die mehr oder weniger Einlagerungen aufweist; letzteres hängt von der Art, dem Caliber und der Beziehung der Arterien zu den benachbarten Organen ab.

2. Die Accessoria zerfällt in 3 Theile: Intima, Media und Adventitia, sodass der Intima alles, was zwischen dem Endothel (das ihr nicht angehört, sondern einen selbstständigen Bestandtheil der Arterienwand bildet) und der äusseren Lamelle der Elastica interna inclusive liegt, angehört, der Media alles zwischen Elastica interna und Elastica externa liegende, der Adventitia die Elastica externa und alles nach aussen von ihr liegende.

3. In der Intima kann die Elastica interna bloss aus einer Lamelle bestehen (A. lingualis) oder in 2 Lamellen gespalten sein: Lamina interna und Lamina externa. Erstere kann sich dann ihrerseits wiederum in einige Reihen longitudinal verlaufender elastischer Fasern auflösen (*El. i. i.* der Aorta).

4. Beide Lamellen fassen zwischen sich die interlamelläre Schicht, welche bald sehr schmal (Iliaca externa), bald eine erhebliche Breite erreichen kann (Iliaca communis, Aorta, Carotis, Subclavia).

5. Zwischen dem Endothel und der inneren Lamelle kann sich eine subendotheliale Schicht einlagern (A. lingualis, Aorta, Carotis, Subclavia).

6. Als innerste Schicht der Media ist das Stratum sub-

elasticum, als äusserste das Stratum submusculare anzusehen; diese sind mitunter vorzugsweise Träger der radiären elastischen Fasern, die die Elasticae mit den concentrischen Fasern verbinden (A. lingualis, Iliaca).

7. Zwischen diesen Schichten liegt die Muscularis, die zum weitaus grössten Theil aus ungefähr circulär verlaufenden Muskelbündeln besteht, mitunter aber auch aus zwischen diesen eingelagerten schräg und longitudinal verlaufenden.

8. Zwischen den einzelnen Muskelschichten finden sich regelmässig Bindegewebsschichten; diese können bald interfasciculär sein (Iliaca communis stellenweise, Lingualis, Iliaca externa), bald, wenn die einzelnen Bündel zu grösseren Schichten confluiren, interlamellär (Aorta, Carotis, Subclavia, dann zum Theil Iliaca communis).

9. Im intermusculären Bindegewebe liegen concentrische elastische Fasern (A. lingualis, Iliaca communis) resp. ausgeprägte Fasernetze (Iliaca externa) oder concentrische elastische Lamellen (Aorta, Carotis, Subclavia), die durch Querfasern oder Längsfasern mit benachbarten und durch radiäre Fasern mit weiter entfernt liegenden verbunden werden (Iliaca, Lingualis).

10. Die Adventitia zeigt eine Schicht längsverlaufender elastischer Fasern und eine circulär verlaufender; die Grenze zwischen diesen beiden ist manchmal sehr scharf ausgesprochen (Iliaca, Lingualis), manchmal aber ist sie undeutlich, weil ein allmählicher Uebergang zwischen ihnen stattfindet (Aorta, Carotis, Subclavia).

11. In der inneren longitudinalen Schicht der Adventitia sieht man mitunter (Iliacae) eine schön entwickelte Muscularis, und zwar besteht letztere aus längsverlaufenden Muskelbündeln.

II. In Bezug auf Altersveränderungen:

1. In allen untersuchten Arterien nehmen Intima und Media mit zunehmendem Alter an Dicke zu.

2. Bei der Aorta, Carotis, Subclavia ist die relative Dickenzunahme der Intima stärker, als die der Media, bei der Iliaca communis ist das Verhältniss umgekehrt.

3. Bei den erstgenannten Arterien ist die relative Dickenzunahme der Intima im Vergleich zur Media in den ersten Lebens-

jahren bis zum erwachsenen Zustande stärker als nachher; bei der Iliaca bleibt das Verhältniss fast constant während des ganzen Lebens.

4. Ein Theil des elastischen Gewebes wird im höheren Alter in Elacin umgewandelt (Aorta, Subclavia, Carotis); durch diese Umwandlung wird die Elasticität der Arterienwände herabgesetzt (Unna), was vielleicht eine Arteriosklerose hervorrufen kann (Thoma).

5. In den erwähnten Arterien findet man bei der Färbung mit polychromem Methylenblau vereinzelte, Bindegewebe und Muskulatur enthaltende Stellen, die den Farbstoff stärker aufnehmen, als die übrigen. Dies deutet wohl auf eine Veränderung der betreffenden Stellen hin, doch ist die Natur derselben unbekannt.

Zum Schlusse möchte ich sowohl Herrn Prof. Schiefferdecker für die Anregung zur vorliegenden Arbeit und das lebhafte Interesse, welches er ihr entgegengebracht hat, als auch Herrn Geheimen Medicinalrath Prof. Dr. Freiherr v. la Valette St. George, in dessen Laboratorium sie ausgeführt wurde, auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen.

Literatur-Verzeichniss (chronologisch geordnet).

Kreysig (15), Die Krankheiten des Herzens. 1815. II. Berlin.
Lobstein (33), Traité d'anat. pathol. 1833. II. Paris.
Henle (41), Allgemeine Anatomie.
Rokitansky (44), Handbuch der pathologischen Anatomie. 1844. II.
Donders und Jansen (48), Untersuchungen über die Natur der krankhaften Veränderungen der Arterienwände, die als Ursachen der spontanen Aneurysmen zu betrachten sind. Arch. f. physiol. Heilkunde. 1848, 7. Jahrgang.
Max Schultze (49), De arteriarum notione etc. 1849. Diss.
Remak (50), Histologische Bemerkungen über die Blutgefässwände. Müller's Arch. f. Anat. und Physiol. 1850.
Risse (53), Observationes quaedam de arteriarum statu normali atque pathologico. Diss. inaug. Regiomont 1853.

Virchow R. (56), Der atheromatöse Process der Arterien. Wiener med. Wochenschrift. 1856. Nr. 51, 52.

Gimbert (65), Memoire sur la structure et la texture des artères. Journ. de l'anatomie et de laphysiol. Ed. Robin 2-e année 1865.

Langhans (66), Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Arterien. Virch. Arch. Bd. 36. 1866.

Kölliker (67), Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1867. 5. Aufl.

v. Ebner (70), Ueber den Bau der Aortenwand, besonders der Muskelhaut derselben. Untersuchungen aus dem Institut f. Physiologie und Histologie in Graz, hrsg. von Rollet. 1870.

Eberth (71), Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Bd. I. 1871.

Traube (71), Fall von angeborener Aortenstenose mit Bemerkungen über Sclerose des Aortensystems. Berliner klinische Wochenschr. 1871. Nr. 29—32.

Koster W. (74), Die Pathogenese der Endarteriitis. 1874, Amsterdam.

Heubner (74), Die luetischen Erkrankungen der Hirnarterien. 1874. Leipzig.

Bresgen (75), Ueber die Muskulatur der grossen Arterien, insbesondere ihrer Tunica adventitia. Virch. Arch. Bd. 65. 1875.

Koester (75), Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn, 19. Januar 1875 und 20. Dec. 1875.

Ranvier (75, 89), Traité téchnique d'histologie. Paris 1875. 1889.

Stroganow (76), Recherches sur l'origine des éléments cellulaires dans l'endartérite de l'aorte. Arch. de physiol. 1876.

Trompetter (76), Ueber Endarteriitis. Inaug.-Diss. Bonn. 1876.

Clavier (76), Essai sur la structure de quelques artères viscerales. Thèse. Paris. 1876.

Berladsky (78), Etude histologique sur la structure des artères. Thèse. Paris. 1878.

Bardeleben (78), Ueber den Bau der Arterienwand. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1878, Bd. XII. Sitzungsberichte. V. Sitzung am 10. Mai.

Schiele-Wiegandt, Valerie (80), Ueber die Wanddicke und -Umfang der Arterien des menschlichen Körpers. Virch. Arch. Bd. 82. 1880. H. 1.

Ehrenreich (80), Ueber den Bau und das Wachsthum der innersten Arterienhaut und die Pathogenese der Endarteriitis chronica. Inaug.-Diss. Berlin. 1880.

Key-Åberg, Algot (81), Ueber den Bau der Tunica intima der Aortenwand bei dem erwachsenen Menschen. Biol. Untersuchungen von Retzius. 1881.

Thoma R. (83), Ueber die Abhängigkeit der Bindewebsneubildung in der Arterienintima von den mechanischen Bedingungen des Blutumlaufes. Virch. Arch. Bd. 93, 1883, H. III.

Plotnikoff (84), Untersuchungen über die Vasa vasorum. Inaug.-Diss. 1884. Dorpat.

Westphalen, H. (86), Histologische Untersuchungen über den Bau einiger Arterien. Inaug.-Diss. 1886. Dorpat.

Thoma und Kaefer (88), Ueber die Elasticität gesunder und kranker Arterien. Virch. Arch. Bd. 116, 1888.

Mehnert, E. (88), Ueber die topographische Verbreitung der Angiosclerose nebst Beiträgen zur Kenntniss der Aeste des Aortenbogens und einiger Venenstämme. Dorpat 1888. Inaug.-Diss.

v. Zwingmann (91), Das elastische Gewebe der Aortenwand und seine Veränderungen bei Sclerose und Aneurysma. Inaug.-Diss. 1891. Dorpat.

Thoma, R. (91), Ueber Gefäss- und Bindegewebsneubildung in der Arterienwand. Beiträge zur pathol. Anat. und allgemein. Pathol. von Ziegler. 1891. Bd. X.

Schulmann, T., Untersuchungen über die Structur des elastischen Gewebes der gesunden und kranken Arterienwand. Inaug.-Diss. Dorpat 1892.

Aschoff, A. (92), Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Arterien beim menschlichen Embryo. Morphol. Arbeit, herausgegeben von G. Schwalbe. Bd. II. 1892. H. I.

Waegner, O. (93), Ueber Lücken und Risse in dem elastischen Gewebe der Aortenwand. Inaug.-Diss. 1893. Dorpat.

Unna, P. G. (94), Elastin und Elacin. Monatsh. f. pract. Dermatol. Bd. XIX. 1894.

Marchand (94), Arterien (Eulenburg's Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde. 1894. Bd II.

Hilbert, P. (95), Ueber das Vorkommen von Rupturen der elastischen Innenhaut an den Gefässen Gesunder und Herzkranker. Virch. Arch. Bd. 142. 1895. H. 2.

Grünstein, N. (95), Histologische Untersuchungen über den Bau der menschlichen Aorta in verschiedenen Altersstufen. Inaug.-Diss. 1895. Bonn.

Bonnet (96), Ueber den Bau der Arterienwand (Vortrag, gehalten in der Sitzung des medicinischen Vereins zu Greifswald am 30. November 1895). Deutsche medicinische Wochenschrift Nr. 1, 2. Jan. 1896.

Schiefferdecker, P. (96), Ueber den Bau der Wandung der Blutgefässe (Sitzung der medicinischen Section vom 10. Februar 1896). Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn.

Ferner die Lehrbücher von:

Schiefferdecker und Kossel (91), Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. 1891. Braunschweig.

Böhm und Davidoff (95), Lehrbuch der Histologie des Menschen einschliesslich der mikroskopischen Technik. 1895. Wiesbaden.

Lawdowsky i Owsjannikow (88), Ossnowanija k isutscheniju mikroskopitschesskoi anatomii tschelowjeka i shiwotnych. 1888. C. Peter-

burg. (Grundlagen zum Studium der mikroskopischen Anatomie des Menschen und der Thiere. 1888. St. Petersburg. II. Bau der Blutgefässe von Hoyer).

Unna, P. G., Die Histopathologie der Hautkrankheiten. Lehrbuch der speciellen pathologischen Anatomie von J. Orth, Ergänzungsband II. Th. 1894.

Birch-Hirschfeld, Lehrbuch der pathologischen Anatomie. 1895. Leipzig. Bd. II.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXX und XXXI.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Adv.	= Adventitia.	*El. s. F.*	= schräg verlaufende Verbindungsfasern.
E.	= Endothel.	*i. B.*	= intermuskuläres Bindegewebe.
El. c. F.	= concentrische elastische Fasern.	*Int.*	= Intima.
El. c. L.	= concentrische elastische Lamellen.	*M.*	= Muskulatur.
El. e.	= Tunica elastica externa.	*Med.*	= Media.
El. i.	= Tunica elastica interna.	*S. el. c.*	= Stratum elasticum concentricum.
El. i. e.	= Lamina externa derselben.	*S. el. l.*	= Stratum elasticum longitudinale.
El. i. i.	= Lamina interna derselben.	*S. i.*	= Stratum interlamellare.
El. l. F.	= Längsverlaufende Verbindungsfasern.	*S. s.*	= „ subendotheliale.
El. r. F.	= Radiäre Verbindungsfasern.	*S. sel.*	= „ subelasticum.
		S. sm.	= „ submusculare.

Die Figuren 3, 4, 5 sind combinirt aus Präparaten, die mit Lithioncarmin-Pikrinsäure, mit Säurefuchsin-Pikrinsäure und mit Orcëin gefärbt waren. In den Figg. 4 und 5 sind die Farben so wiedergegeben, wie sie die Originale zeigten, in der Fig. 3 ist das Bindegewebe hell, die Muskulatur dunkeler und das elastische Gewebe ganz dunkel dargestellt.

Fig. 1. Längsschnitt durch den mittleren Theil der Iliaca communis eines 17jährigen Mädchens, Orcëinfärbung. Der Schnitt zeigt gerade die Stelle, wo der Bau der Iliaca in den der Aorta übergeht. Es ist im ganzen Schnitte nur das elastische Gewebe dargestellt. Von der Adventitia ist nur die innerste Schicht zum Theile dargestellt. Das Endothel ist durch einen grauen Strich angedeutet. Vergr. 100.

Fig. 2. Querschnitt durch die Art. carotis communis einer 70jährigen Frau. Elacinfasern (Polychromes Methylenblau — 33 %ige Tanninlösung nach Unna). Vergr. 200.

Fig. 3. Querschnitt durch die Art. lingualis eines Erwachsenen. Vergr. 100.

Fig. 4. Querschnitt durch die Art. iliaca communis (untere Hälfte) eines 16jährigen Knaben. Vergr. 200.

Fig. 5. Querschnitt durch die Aorta eines 16jährigen Knaben. Vergr. 234. Wie auch auf der Figur angegeben, sind in der Mitte der Media 14 cm der Wand bei der Zeichnung fortgelassen worden, um der Figur eine solche Grösse zu geben, dass sie auf die Tafel ging.

Alle Zeichnungen sind mit einem Winkel'schen Zeichenapparate ganz genau der Natur entsprechend ausgeführt worden.

(Aus dem ersten anatomischen und physiologischen Institut zu Berlin.)

Ueber die Beziehung des Nervus oculomotorius zum Ganglion ciliare.

Von

Dr. **Hugo Apolant.**

Hierzu Tafel XXXII und eine Textfigur.

Wenn auch die viel erörterte Frage nach der Natur und Bedeutung des Gangl. ciliare noch keine absolut endgiltige, die Nothwendigkeit weiterer Untersuchungen ausschliessende Lösung gefunden hat, so ist doch nicht zu verkennen, dass wir gerade in der allerjüngsten Zeit entscheidende Fortschritte in der Erkenntniss des Ciliarknotens gemacht haben. Histologische und physiologische Erfahrungen haben in gleicher Weise dazu beigetragen, eine Auffassung zu begründen, die mit keiner der bisher als sicher erkannten Thatsachen im Widerspruch steht, alle Erscheinungen befriedigend erklärt und es doch begreiflich macht, warum der Streit über die Natur des Ganglion trotz der in 200 Jahren enorm angewachsenen Literatur nicht hat zur Ruhe kommen können. Nach dieser Auffassung, welcher wohl am prägnantesten Kölliker[1]) Ausdruck gegeben hat, ist das Gangl. cil. ein sympathisches Ganglion, das seinen Impuls vom Oculomotorius empfängt, und dessen Bedeutung darin besteht, den von diesem Nerven ausgehenden Reiz in einer für die Innervation der glatten Binnenmuskulatur des Auges geeigneten Weise umzusetzen. Wäre das Ganglion ciliare nicht vorhanden, so würde der Oculomotorius der einzige cerebrospinale Nerv sein, der glatte Muskulatur innervirt.

Dass diese Auffassung sich erst so spät Bahn gebrochen hat, ist wohl wesentlich darin begründet, dass wir kein zweites sympathisches Ganglion kennen, welches ausschliesslich

1) Kölliker: Vortr. geh. i. d. allg. Sitzg. d. 66. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. Wien 28. Sept. 1894. s. a. Wien. Klin. Woch. 4. Octob. 1894.

von einem cerebrospinalen Nerven aus erregt wird. Es ist eine Errungenschaft der Neuzeit, klar erkannt zu haben, dass die beiden Fragen, welcher Natur ist das Ganglion ciliare und welchem Nerven gehört es an, vollständig zu trennen sind. Dadurch, dass man früher beide Fragen fast stets in gleichem Sinne beantwortete, verwickelte man sich fortdauernd in neue Schwierigkeiten und Widersprüche. Dies tritt auch in derjenigen Arbeit hervor, die in gewissem Sinne umgestaltend auf unsere Anschauungen vom Ganglion ciliare eingewirkt hat, in der Abhandlung Schwalbe's[1]) über das Ganglion oculomotori. Es wird das dauernde Verdienst dieses Forschers bleiben, zum ersten Male die innige Beziehung des Ciliarknotens zum Oculomotorius klar erkannt zu haben, obwohl er selbst einen Theil seines Gebäudes damit wieder eingerissen hat, dass er den organisch mit dem Ganglion verbundenen Fasern nur die bescheidene Rolle von Vasomotoren zuweist, dagegen die zum Ciliarmuskel und Sphincter pupillae ziehenden Fasern das Ganglion lediglich passiren lässt. Das Ganglion oculomotori aber zu einem Spinalganglion zu stempeln ist auch ihm nur unter Zuhilfenahme gewagter Hypothesen möglich gewesen.

Die Natur eines Ganglion ist bei dem heutigen Stande der Wissenschaft nur histologisch nachzuweisen. Dass die Entwickelungsgeschichte dies nicht vermag, ist bereits vor 9 Jahren von His[2]) betont worden. Mit der Erkenntniss, dass die sympathischen Ganglien aus den spinalen hervorwachsen, ist uns jede Möglichkeit genommen, entwickelungsgeschichtlich ein aberrirendes Spinalganglion von einem sympathischen zu unterscheiden. Nachdem nunmehr Retzius[3]), d'Erchia[4]) Michel[5]) und Kölliker mit der Golgi'schen Methode nachgewiesen haben, dass die Zellen des Ciliarknotens multipolar

---

1) Schwalbe: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XIII. 1879.

2) His: Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1887 S. 412.

3) Retzius: Anatom. Anzeiger 18. Juli 1894 und Biolog. Unters. N. F. 1895.

4) d'Erchia: Monitore Zoologica italiano. 1894. No. 9 u. 10 u. 1895 No. 7.

5) Michel: Verhandl. d. 8. intern. Ophthalmol.-Congr. in Edinburg 1894.

sind und einen Axencylinderfortsatz nach der Peripherie senden, ist die sympathische Natur des Ganglion ophthalmicum einwandsfrei bewiesen.

Die Zugehörigkeit zum Oculomotorius ist zwar durch die vergleichend-anatomischen Arbeiten, besonders durch die oben citirte Schwalbe's in hohem Grade wahrscheinlich geworden, exact und absolut zwingend aber erst durch das physiologische Experiment bewiesen worden. In ganz einwandsfreier Weise kann die Präparation, selbst mit Zuhilfnahme des Mikroskops diesen Nachweis nicht liefern, weil die im Sinus cavernosus und beim Eintritt in die Orbita stattfindenden Anastomosen zwischen Sympathicus, Oculomotorius und Trigeminus uns in Ungewissheit darüber lassen, in wie weit Fasern des einen Nerven in der Wurzel eines anderen verlaufen. Das Fehlen einer Wurzel ist ebensowenig ein Beweis für die Nichtantheilnahme des betreffenden Nerven wie das constante Vorkommen von Wurzelfasern für die organische Verbindung derselben mit den Zellen des Ganglions, seitdem wir wissen, dass durch alle sympathischen und spinalen Ganglien eine Anzahl Fasern lediglich hindurchgehen. Es ist daher keine Widerlegung der Schwalbe'schen Ansicht von der Zugehörigkeit des Ganglion ciliare zum Oculomotorius, wenn Jegorow[1]) nachgewiesen zu haben glaubt, dass der Trigeminus stets einen Faden zum Ganglion sendet. Diese constante Betheiligung des Trigeminus ist mir sogar aus entwickelungsgeschichtlichem Grunde wahrscheinlich, obwohl ich für die Katze Jegorow's Angaben nicht ohne Einschränkung bestätigen kann. Nach diesem Forscher sendet hier der Nasociliaris zu einem kurzen Ciliarnerven einen Faden, dessen Fasern zum Theil umbiegen und in der Bahn des Ciliaris brevis sich von der Peripherie her in das Ganglion einsenken. Zahlreiche, lükenlose Serienschnitte, die ich von mehreren Objecten durch die in geeigneter Weise aufgespannte Anastomose gelegt habe, liessen mich niemals rückläufige Fasern entdecken (s. Fig. 1). Nur einmal sah ich an einem Präparat, das leider nicht zur mikroskopischen Untersuchung benutzt werden konnte, einen feinen Faden, der möglicherweise im Sinne Jegorow's zu deuten ist. Diese Beobachtung betrifft ein Thier, bei dem jederseits

1) Jegorow: Arch. slaves de biologie T. II. 1887 u. T. III. 1887.

2 Ciliarganglien vorhanden waren, von denen das peripherwärts gelegene rechts ausser den fraglichen rückläufigen Fasern noch eine deutliche Trigeminuswurzel, links sogar deren 2 zeigte (s. Fig. 3 A u. B).

Was nun die hier in Betracht kommenden physiologischen Experimente betrifft, so wissen wir aus den Versuchen von Hensen und Völkers[1]), sowie denen von Nawrocki und Przybylski[2]), dass einerseits Reizung des Halssympathicus nach vollständiger Ausschaltung des Ganglion ciliare unverminderte maximale Erweiterung der Pupille erzeugt, während andrerseits nach Durchschneidung der langen Ciliarnerven bei intactem Ganglion keine Spur einer Pupillenerweiterung vom Halssympathicus aus erzielt werden kann. In Uebereinstimmung hiermit fanden Langley und Dickinson[3]), dass nach Nicotinvergiftung Reizung des Halssympathicus wegen Lähmung des Ganglion cervicale supremum keine Pupillenerweiterung ergab; diese trat indessen ein, wenn der Sympathicus intracraniell, in der Nähe des Ganglion Gasseri gereizt wurde. Es kann also keine nochmalige Unterbrechung der Fasern im Ciliarganglion bestehen. Dieselben Resultate erzielte Langendorff[4]) dadurch, dass er statt der Nicotinvergiftung das Absterben der Ganglienzellen nach Tödtung des Thieres abwartete. Vor allen Dingen gelang es nun aber auch Langley und Anderson[5]) zu zeigen, dass nach localer Vergiftung des Ganglion ciliare nur noch durch Reizung der kurzen Ciliarnerven die Pupille verengert wird, nicht mehr durch Reizung des Oculomotoriusstammes. Auch diese Angaben bestätigte Langendorff[6]) mit seiner Absterbemethode.

Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen fasse ich in folgende Sätze zusammmen:

1. Durch die anatomische Forschung ist es wahrscheinlich

---

1) Hensen u. Völkers: Experimentalunters. über den Mechanismus der Accommodation Kiel 1868.

2) Nawrocki u. Przybylski: Die Pupillenerweiternden Nerven etc. Pflüger's Arch. Bd. 50, 1891.

3) Langley u. Dickinson: Proceed. of the Roy. soc. XLVI.

4) Langendorff: Centralbl. f. Physyol. Bd. V. 1891.

5) Langley u. Anderson: Journ. of Physiol. vol XII 1892.

6) Langendorff: Pflüger's Arch. Bd. 56.

geworden, durch die physiologische bewiesen, dass das Ganglion ciliare zum Oculomotorius gehört.

2. Es lässt sich physiologisch keine Beziehung des Ganglions zu einem anderen Nerven nachweisen.

3. Die Histologie lehrt, dass das Ganglion sympathisch ist.

4. Auch die physiologischen Ergebnisse können als Beweis der sympathischen Natur des Ganglions angesehen werden, wenn wir auf dem, wie ich glaube, berechtigten Standpunkte stehen, dass sympathische Ganglien in centrifugaler, spinale in centripetaler Bahn liegen[1]). Beim entwickelten Individuum besteht meines Wissens keine Ausnahme von dieser Regel.

Was uns in der Kette dieser Beweise vor allem noch fehlt, ist der zwingende, anatomische Nachweis, dass thatsächlich die in das Ganglion ciliare eintretenden Fasern des Oculomotorius hier mit Endbäumen endigen, die durch Contact mit den Dendriten der Ganglienzellen in Verbindung stehen. Diese Lücke auszufüllen, war Zweck und Ziel der vorliegenden Arbeit.

Ich glaubte das Problem nur mit einer Methode lösen zu können, die bisher für das Ganglion ciliare noch nicht angewendet worden ist, die es aber gestattet, in klarer Weise die Bahn des Oculomotorius bis in seine Endverzweigungen zu verfolgen, nämlich mit der Degenerationsmethode von Marchi. Ist nämlich die Anschauung von Michel und Kölliker richtig, so dürfen die in das Ganglion eintretenden Fasern des Oculomotorius bei centraler Durchschneidung dieses Nerven offenbar nur bis znm Ganglion degeneriren, da ja die Zellen des Ganglions selbst das Nutritionscentrum des folgenden, peripherwärts gelegenen Neurons darstellen würden.

Somit handelte es sich zunächst darum, eine Methode zu finden, um den Oculomotorius isolirt, also möglichst nahe an seinem Austritt aus dem Gehirn, jedenfalls vor seinem Eintritt in den Sinus cavernosus so zu durchschneiden, dass das Versuchsthier mindestens 8 Tage, bis zu dem Eintritt der Degeneration am Leben blieb.

Auf den Rath von Herrn Professor Gad führte ich die Operation bei Katzen vom Rachen her unter Trepanation der

1) Natürlich kommen hier nur die Fasern in Betracht, die in organischer Beziehung zu den Zellen des Ganglions stehen.

Schädelbasis aus. Ich wurde hierbei von den Erfahrungen geleitet, die Herr Professor Gad bei den in seinem Laboratorium von Marinescu ausgeführten Hypophysisexstirpationen gesammelt hat. Allerdings erfordert gerade der letzte Act der Operation einige Modificationen des Verfahrens, die für die Erhaltung des Thieres von Wichtigkeit sind. Dass ausschliesslich an Katzen operirt wurde, hat seinen Grund in den besonders günstigen Bedingungen, die diese Thiere sowohl für das Gelingen des operativen Eingriffs als für die Erzielung einwandsfreier mikroskopischer Resultate bieten. Die Katze hat vielleicht unter allen Thieren das im Verhältniss zur Körpergrösse stattlichste Ganglion ciliare. Ferner sind ihre kurzen Ciliarnerven myelinhaltig, eine für die Anwendbarkeit der Marchi'schen Methode nothwendige Vorbedingung. Dazu kommt nun, dass es bei dem kurzen aber sehr erweiterungsfähigen Maul möglich ist, vom Rachen her diejenige Stelle der Schädelbasis zu treffen, an der der Oculomotorius isolirt durchschnitten werden kann.

Im Einzelnen gestaltet sich die Operation folgendermaassen:

Das Thier, dessen Alter 3—4 Monate nicht überschreiten soll, wird nach vorheriger Narkotisirung mit Bromäthyl auf den Rücken gebunden [1]) und tracheotomirt. Nach Einlegen einer festsitzenden Canüle wird bei fortdauernder Rückenlage des Thieres der Kopfhalter mit einer möglichst ausgiebigen Maulsperre vertauscht, mit dem man das Maul maximal erweitert. Nachdem sodann die Zunge unter sorgfältiger Schonung vor Verletzungen an den Eckzähnen mit einem Halter stark nach links herausgezogen ist, liegt der weiche Gaumen in seiner ganzen Ausdehnung frei zu Tage. Man orientirt sich nun zunächst über die Lage der Processus pterygoidei des Keilbeins, deren Hamulus leicht zu fühlen ist. Der mit scharfem Messer in der Mittellinie des weichen Gaumens auszuführende Schnitt soll so gemacht werden, dass seine Mitte genau den Processus pterygoidei entspricht. Die leicht sichtbaren, quer verlaufenden Venenanastomosen können, da sie gewöhnlich weiter nach vorn liegen, meist vermieden werden. Jedenfalls empfiehlt es sich, sofort mit einem

1) Ich bediente mich stets mit grossem Vortheil des von Herrn Dr. Cowe angegebenen und in der physiologischen Gesellschaft vom 6. December 1895 demonstrirten Brettes.

kräftigen Messerzug die ganze Dicke des Palatum molle zu durchtrennen, da durch die Muskelcontraction am schnellsten eine etwaige Blutung gestillt wird. Haken in die Wundränder einzulegen, ist gänzlich überflüssig, dagegen müssen durch den Gaumenschlitz möglichst grosse Wattetampons geführt werden, die gegen Kehlkopf und Nase fest abschliessen und das Einfliessen von Blut verhindern sollen. Durch diese Tampons wird das weitere Operationsfeld gleichsam eingerahmt. Nunmehr schneidet man, der Mitte des ersten Schnittes entsprechend und ebenfalls genau in der Mittellinie die hintere Rachenwand und das Periost ein, schabt letzteres mit dem Raspatorium zurück und trepanirt den Knochen mit einem Trepan von 5 mm Kronendurchmesser. Dieser letzte Act erheischt besondere Vorsicht, da naturgemäss das Gelingen der Operation in erster Linie davon abhängt, dass die Schädelbasis an der richtigen Stelle, nämlich am Boden der Sella turcica getroffen wird. Die Stelle entspricht wieder genau den Processus pterygoidei. Es ist besonders wichtig, den Trepan ganz senkrecht zum Knochen aufzusetzen, was man am besten dadurch erreicht, dass man den Griff fest gegen den Unterkieferhalter der Maulsperre andrückt. Wird das nicht beachtet, so bohrt man, wozu besonders im Anfang eine grosse Neigung besteht, in schräger Richtung nach hinten und gelangt so unweigerlich in die hintere Sattellehne. Damit ist aber der Erfolg der Operation in Frage gestellt. Form und Glätte des ausgebrochenen Knochenstückes lassen sofort erkennen, ob die Trepanation gelungen ist. Die auffallend geringe Blutung steht ausnahmslos in kürzester Zeit durch einfaches Auftupfen. Nach sorgfältiger Reinigung sieht man die Hypophysis klar vorliegen. Um nun den Oculomotorius zu durchschneiden, bedient man sich am besten eines Tenotoms, wie es die nebenstehende Figur in $^1/_2$ natürlicher Grösse zeigt. Dasselbe ist nahezu rechtwinklig gebogen und an der Spitze abgestumpft, aber nicht geknöpft. Das Instrument wird mit schräg nach hinten und aussen gerichteter Spitze durch die weiche Hypophysis hindurch und unter vorsichtigem Tasten über den hinteren seitlichen Rand der Sattelgrube geführt. Es genügt dann ein kurzer, kräftiger, bei der Rückenlage des Thieres nach oben, gegen den Knochen geführter Schnitt, um den Oculomotorius

unter Vermeidung des Trigeminus und Sympathicus zu durchschneiden. Hierbei kommt es freilich stets zu einer mehr oder weniger heftigen Blutung, die theils durch Anschneiden eines Sinus, theils durch Verletzung der in die Substantia perforata anterior eintretenden Gefässe bedingt ist; indessen wird man derselben fast stets durch Tupfen und zeitweises Tamponiren Herr, so dass eine directe Lebensgefahr nicht besteht. Unangenehm sind jedoch die durch Druck auf die Pedunculi auftretenden Drehbewegungen, die wohl nur selten durch directe Verletzung der Hirnschenkel veranlasst sind. Ich habe in Folge dessen mehrfach versucht, das Tenotom durch den Galvanokauter oder einen geeignet gebogenen Haken zu ersetzen, bin jedoch stets wieder auf das Messer zurückgekommen. Ganz vermeiden lässt sich die Blutung auch nicht mit diesen stumpfen Instrumenten, die überdies nicht mit der Exactheit geführt werden können wie das Messer. Ist das Thier nicht zu tief narkotisirt, so documentirt sich natürlich der Erfolg der Operation sofort durch die im Verhältniss zur gesunden Seite stark erweiterte Pupille. Nach sorgfältigster Blutstillung, die mitunter längere Zeit in Anspruch nimmt, werden die Tampons entfernt und die Gaumenwundränder mit 2 Nähten exact vereinigt. Auf diesen letzten Punkt ist ein grosses Gewicht zu legen, da hierdurch am besten die Schädelwunde vor Infection geschützt und die Gefahr der Schluckpneumonie beseitigt wird. Endlich entfernt man die Canüle und schliesst die Trachealwunde.

Ist die Operation gelungen, so beobachtet man Folgendes: Die Lidspalte ist auf der kranken Seite etwas kleiner als auf der gesunden, der Bulbus um ein Geringes hervorgedrängt. Die Pupille ist maximal erweitert, so dass nur ein ganz schmaler Irissaum zu sehen ist, und bleibt auf intensivsten Lichteinfall starr. Der Bulbus ist eine Spur nach aussen gekehrt und unbeweglich. Die Sensibilität der Cornea ist vollkommen erhalten.

Zuweilen sind die Thiere schon einige Stunden nach der Operation im Stande, Milch zu trinken. Ein Thier frass sogar schon nach 24 Stunden mit beneidenswerthem Appetit Fleisch. Leider ist aber der Erfolg nicht immer so günstig. Von 30 operirten Katzen haben nur 6 geeignete Objecte für die mikroskopische Untersuchung abgegeben. Bei dieser ungünstigen Statistik ist allerdings zu berücksichtigen, dass ich mich zunächst an zahl-

reichen Thieren überhaupt erst von der Ausführbarkeit der Operation überzeugen und die Technik im Einzelnen lernen musste. So stellte sich bald heraus, dass alte Thiere ganz ungeeignet sind und ausnahmslos in kurzer Zeit zu Grunde gehen. Bei sehr jungen Thieren von 1—2 Wochen besteht, obwohl sie die Operation selbst gut überstehen, die Gefahr der gleichzeitigen Trigeminusverletzung wegen der Kleinheit der Verhältnisse. In dem einzigen Falle, in dem mir dieses Missgeschick bei einer 8tägigen Katze passirte, trat denn auch in kurzer Zeit eine Trübung der Cornea ein, die ich sonst nie beobachtete. Thiere von 2—4 Monaten bieten die günstigsten Chancen. Im Anfang verlor ich ferner zahlreiche Thiere dadurch, dass ich aus Furcht vor der Blutung die Operation nur mit Galvanokauter und Paquelin ausführte. Die Abstossung der Brandschorfe erzeugt stets eine die Thiere in höchstem Grade belästigende Eiterung. Die Nahrungsaufnahme ist erschwert, ja häufig durch die Unmöglichkeit der Gaumennaht ganz ausgeschlossen. Daneben besteht fortdauernd die Gefahr der Schluckpneumonie, an der mehrere Thiere zu Grunde gingen. Einige starben an den Folgen der Drehbewegungen. Es bleiben dann noch eine Anzahl Todesfälle übrig, die durch die Section nicht erklärt wurden.

Die Thiere wurden in Abständen von 8—14 Tagen getödtet und 12—24 Stunden nach dem Tode secirt. Nachdem ich mich jedes Mal von der gelungenen Durchschneidung des Oculomotorius überzeugt hatte, nahm ich beiderseits den ganzen Orbitalinhalt im Zusammenhang heraus und liess auch stets an der Eintrittsstelle der Nerven in die Orbita den benachbarten Knochen stehen. Die Periorbita wurde der Länge nach eingeschnitten und das Ganze in täglich gewechselte Müller'sche Flüssigkeit gelegt. Nach 8—14 Tagen waren die Präparate so weit gehärtet, dass man ohne Gefahr, Kunstproducte zu erzeugen, die Präparation des Ganglions vornehmen konnte. Dieselbe wurde so ausgeführt, dass das Ganglion mit dem möglichst weit auspräparirten Oculomotorius, den beiden Ciliarästen und der Verbindung mit dem Trigeminus in Zusammenhang blieb. Das so hergestellte Präparat wurde nun mit Igelstacheln oder feinen Glasspitzen auf Hollundermark aufgesteckt, so dass die Nerven möglichst in einem Niveau lagen. Jetzt kam das Präparat mit dem Hollundermark noch einmal auf 8 Tage in Müller'sche

Flüssigkeit, sodann auf 8—12 Tage in 2—3 mal gewechselte Marchi'sche Flüssigkeit und wurde nach Auswässerung und Härtung in Alkohol in Celloidin eingebettet. Erst nachdem das Celloidin in Alkohol hart geworden war, wurden die Glasspitzen entfernt. An lückenlosen Serien von 20—60 μ war es nun ausserordentlich leicht, sich über die Lage der Theile zu orientiren. Stets wurden beide Seiten des Thieres untersucht, da die Marchi'sche Methode zur Erzielung einwandsfreier Resultate den Vergleich der kranken Seite mit der gesunden fordert.

Das gewöhnliche Verhalten der in Betracht kommenden Nerven bei der Katze ist in Fig. 3 C. dargestellt. Das Ganglion sitzt dicht an dem Ast für den Obliquus inferior. Aus dem Ganglion entspringen 2 Ciliarnerven, von denen einer constant mit einem vom Nasociliaris kommenden Ast anastomosirt. Färbt man Horizontalschnitte gut eingebetteter Präparate nach der Weigert'schen Markscheidenmethode, so erkennt man, dass, während der Ast für den Obliquus inferior überwiegend aus dicken myelinhaltigen Fasern besteht, die in das Ganglion sich einsenkenden Fäden der Radix brevis zu den feinsten myelinhaltigen Nerven zugehören und sich in ihrer Dicke von den ebenfalls myelinhaltigen Fasern der Nervi ciliares breves nicht unterscheiden. Das Mark der Wurzelfasern lässt sich bis in das Ganglion hinein verfolgen, wo die eintretenden Nerven die bekannten, vielfach um die Zellen geschlungenen Windungen bilden.

Untersucht man nun einen normalen, nach der Marchischen Methode gefärbten Schnitt, so bemerkt man eine sich über das ganze Präparat erstreckende, gleichmässige, feine Körnelung, die in den Ciliarnerven ebenso wie im Ganglion und im Oculomotorius gefunden wird und bei dieser Methode immer auftritt. Sie kann als solche stets leicht erkannt und von echten Degenerationen mit Sicherheit dadurch unterschieden werden, dass sie sehr fein und gleichmässig ausgebreitet ist und niemals das eigenthümlich trümmerartige Aussehen hat, das man bei der echten Degeneration findet. Ausserdem liegen, da es sich bei unseren Präparaten um Längsschnitte handelt, die auf Degeneration beruhenden Körner stets mehr oder weniger in Strängen angeordnet, was bei den normal auftretenden Körnchen nicht der Fall ist.

Im Gegensatz zu der normalen liefert ein Präparat der kranken Seite ein auffallendes Bild (s. Fig. 2). Der Stamm des

Oculomotorius ist in dicken Schollen degenerirt. Diese Degeneration lässt sich an dem für den Obliquus inferior bestimmten Ast in unverminderter Stärke bis über das Ganglion hinaus verfolgen, woraus sich ergibt, dass dieser Nerv keine Unterbrechung im Ganglion erleidet, sondern lediglich an demselben vorbeizieht. Während in diesem Ast das Mark überwiegend in grösseren Schollen degenerirt ist, neben denen aber auch einzelne feinere Krümel die Anwesenheit dünner myelinhaltiger Nerven verrathen, sieht man in den deutlich hiervon getrennten nur aus feinen Fasern bestehenden Wurzelnerven ausschliesslich die feinkrümelige Degeneration Platz greifen. Die auch hier in Strängen angeordneten feinen Klümpchen lassen sich ohne Mühe in das Ganglion hinein verfolgen, wo sie zunächst fächerartig divergiren, um dann mehr unregelmässig, aber immer noch strangförmig angeordnet, allmählich zu verschwinden. Im Innern des Ganglions nimmt die Intensität der Degeneration von dem Eintritt der Oculomotoriuswurzel bis zum Austritt der Ciliarnerven stufenweise ab, wovon man sich am besten bei schwachen Vergrösserungen, die einen Ueberblick über das ganze Ganglion gestatten, überzeugt. Diese Thatsache ist um so auffallender, als die Zahl der Nervenfasern nach dem distalen Ende des Ganglions fortdauernd zunimmt, da, wie schon den Anatomen vor vielen Decennien bekannt war, sehr viel mehr Ciliarnerven aus dem Ganglion ciliare heraustreten, als Wurzelfasern sich in dasselbe einsenken. Schon im Innern des Ganglions bilden die austretenden Fasern kleine, netzartig verbundene Stämmchen, an denen man aber fast niemals irgendwelche Degeneration nachweisen kann, die demgemäss auch in den grossen Stämmen der frei werdenden Ciliarnerven fehlen. Nur selten fand ich auch hier Spuren einer Degeneration, die ihre Erklärung stets in peripherwärts gelegenen Zellen fand, jenseits welcher keine Degeneration mehr nachzuweisen war.

Dieses Resultat war in allen untersuchten Fällen das gleiche, mit Ausnahme eines einzigen, bei welchem ich in der eintretenden Oculomotoriuswurzel nur sehr wenige Fasern, und auch diese nur unbedeutend degenerirt fand, während die übrigen auffallend hell erschienen. Auch der Oculomotoriusstamm war in diesem Falle weniger entartet. Das Thier war sehr jung und hatte 14 Tage nach der Operation gelebt. Aus Versehen hatte das

Präparat mehrere Tage in Aether und längere Zeit in dünnem Celloidin gelegen, so dass es mir wahrscheinlich ist, dass das feinkörnige Fett der zarten Wurzelfasern durch die lange Einwirkung des Aethers ausgezogen wurde. Hierfür spricht auch die Thatsache, dass die ganze Wurzelparthie auffallend hell war und nicht jene gelblich-bräunliche Färbung zeigte, die gesunde myelinhaltige Fasern bei der Marchi'schen Methode annehmen. Ich hatte um so mehr Veranlassung, das Versagen der Methode in diesem Falle zu bedauern, weil hier gerade einer jener nicht gar so häufigen Fälle vorlag, in denen ein doppeltes Ganglion vorhanden war, und es von Interesse gewesen wäre, zu entscheiden, ob sich die Degeneration auch auf das Verbindungsstück beider Ganglien erstreckte.

Aus den mitgetheilten Resultaten geht hervor, dass es mit der Marchi'schen Methode niemals gelingt, degenerirte Oculomotoriusfasern über das Ganglion ciliare hinaus bis zur äussersten Peripherie nachzuweisen. Stets lässt sich zeigen, dass die Degeneration an Stellen aufhört, wo auch Zellen vorhanden sind, und dass jenseits dieser Zellen die Nerven von normaler Beschaffenheit sind. Diese Erscheinung ist nur so zu deuten, dass alle in das Ganglion ciliare eintretenden, mithin auch alle für die Binnenmuskulatur des Auges bestimmten Fasern des Oculomotorius im Ganglion endigen, und dass die Ganglienzellen selbst den Beginn eines neuen Neurons darstellen, welches die Fortleitung des vom Oculomotorius ausgehenden Reizes übernimmt.

Die Resultate meiner Untersuchungen stehen daher in vollem Einklang mit den Ergebnissen der physiologischen Forschung sowie mit den Thatsachen, die uns die Golgi'sche Methode gelehrt hat. Die Degenerationsmethode bestätigt aber nicht nur die Richtigkeit der von Michel und Kölliker ausgesprochenen Hypothese, sie liefert vielmehr, so weit ich sehe, den ersten zwingenden anatomischen Beweis dafür, dass das Ganglion ciliare in einer engen, und zwar genau bestimmbaren funktionellen Beziehung zum Oculomotorius steht, die es uns indessen nicht gestattet, das Ganglion als ein Spinalganglion und damit den Oculomotorius als segmentalen Hirnnerven aufzu-

fassen, denn die Marchi'sche Methode zeigt auch indirekt, dass das Ganglion sympathisch sein muss; wäre es nämlich spinal, so dürften die durchschnittenen Oculomotoriusfasern gar nicht nach dem Ganglion, sondern nach dem Kern des Oculomotorius zu degeneriren, da ja in diesem Falle das Nutritionscentrum für die durchschnittenen Fasern im Ganglion selbst läge.

Man könnte nun allerdings noch einwenden, dass der Nachweis von der innigen Beziehung des Oculomotorius zum Ganglion noch keinen Schluss auf die Nichtbetheiligung des Sympathicus und Trigeminus zulässt, und fordern, dass zur endgiltigen Erledigung der Frage auch auf diese Nerven die Marchi'sche Methode anzuwenden sei. Dem ist indessen Folgendes entgegenzuhalten. Für den Sympathicus ist die Degenerationsmethode nicht anwendbar, weil wir bisher kein Mittel kennen, degenerirte Remak'sche Fasern als solche zu erkennen. Meine mehrfachen Versuche, etwa im Sympathicus vorhandene myelinhaltige Fasern nach Exstirpation des Ganglion cervicale supremum durch das Ciliarganglion zu verfolgen, sind gänzlich fehlgeschlagen. Für den Trigeminus besteht aber die grosse Schwierigkeit einer einwandsfreien Operation. Um isolirte periphere Degenerationen dieses Nerven zu erhalten, muss er unbedingt zwischen dem Ganglion Gasseri und dem Eintritt in den Sinus cavernosus durchschnitten werden. Die gleichzeitige Sympathicusverletzung würde nach dem eben Gesagten keine Fehlerquelle abgeben. Diese Operation ist meiner Ansicht nach in exacter Weise nur nach der bekannten, beim Menschen ausgeführten Methode von Fedor Krause möglich, die nach den allerdings nicht ausgedehnten Erfahrungen, über die ich verfüge, bei Thieren mit grossen Schwierigkeiten verbunden und bisher stets resultatlos verlaufen ist. Im übrigen ist bei unseren jetzigen Kenntnissen eine organische Betheiligung des Trigeminus am Ganglion ciliare im höchsten Grade unwahrscheinlich. Bei der sehr klaren Bedeutung des Ganglions, den von einem Cerebrospinalnerven ausgehenden Reiz auf sympathische Fasern umzusetzen, die direct der Innervation glatter Muskulatur vorstehen, ist nicht recht einzusehen, was der Trigeminus hiermit zu schaffen hat. Man könnte vielleicht an jene zweifelhaft centrifugalen Fasern denken, deren Durchschneidung beim Kaninchen die bekannte maximale Pupillenverengerung erzeugt. Nur bleibt es dabei auffallend, dass diese Erscheinung gerade bei

demjenigen Thiere sich findet, das ein ganz ungewöhnlich kleines Ganglion ciliare hat, während die Katze mit ihrem enormen Ganglion die Erscheinung nicht zeigt. Im übrigen ist die nach Trigeminus-Durchschneidung auftretende Myosis noch so sehr Gegenstand der Controverse, dass wir noch keineswegs berechtigt sind, sie einfach auf centrifugale Trigeminusfasern zu beziehen. Handelt es sich aber bei der Betheiligung des Trigeminus am Ganglion um centripetale Fasern, so würde das Ciliarganglion im Sinne W. Krause's als gemischtes aufzufassen sein. Hiergegen spricht aber vor allem, dass bisher in absolut einwandsfreier Weise noch keine Zelle von dem Charakter der Spinalganglienzelle im Ciliarknoten demonstrirt worden ist. Dass man so auffallend constant eine Verbindung des Ganglions mit dem Trigeminus findet, erklärt sich vielleicht entwickelungsgeschichtlich. Wenn nämlich das Ciliarganglion aus dem Ganglion Gasseri nach Art eines aus einem Spinalganglion sich ableitenden Grenzstranggangliens herauswächst, so könnten wir ohne Schwierigkeit die lange Wurzel als Analogon eines Ramus communicans auffassen, der aber lediglich als Leitungsbahn, als eine Art Gubernaculum anzusehen wäre.

Mit Kölliker halte ich also das Ganglion ciliare für ein sympathisches Ganglion, das in der Bahn der zum Ciliarmuskel und zum Sphincter pupillae ziehenden Oculomotoriusfasern eingeschaltet ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII.

Fig. 1. Anastomose des Nasociliarastes mit einem kurzen Ciliarnerven. *a*) N. cil. brev.; *b*) Nasocil.-Ast. Zeiss. a_3 Oc. 3.

Fig. 2. Schnitt durch ein Gangl. cil. nach Oculomotorius-Durchschneidung. *a*) degenerirter Ast zum M. obliquus inf.; *b*) degenerirte Radix oculomot.; *c*) Gangl. cil.; *d*) normale Ciliarnerven. Zeiss. a_3 Oc. 3.

Fig. 3 A u. B. Orbitalnerven der Katze. *a*) Oculomotorius; *b*) Gangl. cil.; *c*) Gangl. accessor.; *d*) Ast zum Obliq. inf.; *e*) Verbindungszweig beider Ganglien; *f*) Nn. ciliares breves; *g*) Nasociliaris; *h*) Radix longa; *i*) Anastomose eines Ciliaris longus und brevis.

Fig. 3 C. Orbitalnerven der Katze. *a*) Oculomot.; *b*) Gangl. ciliare; *c*) Nn. ciliares breves; *d*) Nasociliaris.

Studien über normale Verhornung mit Hülfe der Gram'schen Methode.

Von

Prof. Dr. **Paul Ernst,**

Assistenten am pathologischen Institut in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXXIII u. XXXIV.

Jüngst untersuchte ich eine Neubildung des Bronchus, die sich als ein Plattenepithelkrebs erwies[1]). In concentrisch geschichteten Epithelperlen traf ich auf eine eigenthümliche Entartung, die man wohl am ehesten als Verhornung ansprechen durfte. Doch bei solch einem heterotopen Vorkommen von Hornsubstanz stellte sich alsbald das Bedürfniss heraus, mit zwingenden Beweisen die Hornnatur des fraglichen Stoffes darzuthun. Es war von Wichtigkeit, entscheiden zu können, ob der Tumor aus bloss abgeplattetem Epithel, das aus dem Cylinderepithel hervorgegangen sein mochte, entstanden oder ob hier ein epidermoidales Epithel gewachsen sei, dem das Vermögen innewohne, ächtes Horn zu bilden. Die anatomische Untersuchung normaler Objekte darf sich genügen lassen an der bekannten Art des Lichtbrechungsvermögens, an einigen ganz probaten, aber durchaus nicht specifischen Färbungsresultaten mit Hämatoxylin und Eosin, aber für uns Pathologen ist der Nachweis von Horn an Orten, wo es eigentlich nicht hingehört, weil es dort nicht vorgebildet ist, von grösster Wichtigkeit für die Beurtheilung der Frage, ob es eine ächte wahre Metaplasie gebe, oder ob Heterotopie auf Transposition zurückzuführen sei. Bei unsern Untersuchungen waltet sehr oft ein diagnostisches Interesse vor. Auf der Suche nach Methoden, die in specifischer zuverlässiger Weise Horn aufzudecken vermöchten und in Ermangelung solcher, erinnerte ich mich nun der Erfahrung des Bakteriologen, dass Hautpräparate nach Gram gefärbt neben der gewünschten isolirten Bak-

1) Ernst: Ein Plattenepithelkrebs des Bronchus. (Metaplasie oder Aberration) Zieglers Beiträge. Bd. XX.

terienfärbung noch in der Hornschicht der Oberhaut den Farbstoff sehr zähe festhalten. Man pflegt fast im Tone des Bedauerns diese Thatsache zu erwähnen, und darüber als über einen nun einmal unvermeidlichen Uebelstand, den man in den Kauf nehmen müsse, hinwegzusehen. Ich drehte nun die Sache um und fragte einmal umgekehrt die Gram'sche Methode an, was sie als Hornfärbung leisten könne. So hat sich mir ein grosses und vielseitiges Material unter den Händen angehäuft, an dem sich allerhand hübsche Erfahrungen sammeln liessen. Sie bildeten die Basis meiner Beweisführung, dass in jenem Fall der Bronchusgeschwulst wirkliches Horn an einem ungewohnten Orte vorkomme. Nach meiner Ueberzeugung bildet also die Methode für die pathologische Anatomie ein wichtiges diagnostisches Hülfsmittel und ich werde diese Ansicht demnächst mit einer grossen Menge von einzelnen Thatsachen aus verschiedenen Gebieten der Pathologie begründen. Um aber die diagnostische Bedeutung in fraglichen Fällen beurtheilen zu können, musste die Methode an Beispielen sicher beglaubigter Hornsubstanz durchgeprüft werden. Auf diese Weise wurden hübsche Erfahrungen auf dem Feld normaler Anatomie gemacht und diese sind es, die ich zu bringen habe. In der Ueberzeugung, dass die mikroskopische Anatomie allerhand mit der Methode werde anfangen können, habe ich mir erlaubt, einmal an ihrer Thüre anzuklopfen.

Es ist eigentlich wunderlich, dass eine Methode, die wir nun schon 12 Jahre lang besitzen, von dieser Seite noch nicht consequent geprüft worden ist und ich kann mir das doch nur so erklären, dass die Histologen bisher keine Veranlassung gehabt haben, nach Gram zu färben, andererseits die Bakteriologen strenger Observanz sich weniger um feinere histologische Einzelheiten kümmern. Bei unsereinem laufen die beiderseitigen Interessen am ehesten noch zusammen, und in demselben Falle sind etwa noch die Dermatologen, die stets im Aufbau ihrer eignen Histologie und Bakteriologie grosse Rührigkeit an den Tag gelegt haben. Sollte mir nun trotz eifrigen Suchens doch eine Notiz entgangen sein, die auf die Verwerthbarkeit der Methode zum Nachweis des Horns hinweist, so wäre das wohl dem Umstand zuzuschreiben, dass eine solche fast in jedem Zweig medicinischer und naturwissenschaftlicher Forschung sich

verbergen kann, eine Uebersicht über all diese Wissensgebiete ein Ding der Unmöglichkeit ist.

Haare (Fig. 7—10).

Ich beginne diese Betrachtungen mit den Haaren, weil ihr Verhalten mich zuerst überrascht hatte und mir eine elective Färbung zu beweisen schien. Die Haare sind überhaupt für verschiedene Färbekünste ein dankbares Objekt. Bei meinen Hyalinstudien hatte ich schöne Farbencontraste mittelst Säurefuchsin-Pikrinsäure erzielt und jüngst erwähnte Merkel, dass es wohl kaum ein Körpergebilde gebe, welches sich besser für die reiche Scala der Theerfarben eigne, wie Haar und Haarbalg.

An einem Haar des Unterlippenrandes, das genau quer durchschnitten ist, und an dem alle Schichten und Scheiden wohl ausgeprägt sind, ist einwärts von der grösstentheils aus Stachelzellen bestehenden äussern Wurzelscheide, deutlich und scharf die Henle'sche Schicht gefärbt. Wie sie gewöhnlich keinen ganz zusammenhängenden und ununterbrochenen Ring bildet, sondern sich mehr aus einzelnen, von einander mehr oder weniger getrennten Stücken, wohl den quer durchschnitten längsgestreckten Zellen zusammensetzt, so besteht das Farbenbild aus einzelnen violetten scharfrandigen Klecksen. So homogen aber diese Kugeln sonst auch sein mögen, so glashell die Henle'sche Membran auch geschildert wird, mit der Gram'schen Methode lösen sich auch diese glasigen Kugeln in feinste, in ihrer Grösse wechselnde Pünktchen auf, was namentlich am Rande der Kleckse am deutlichsten ist (Fig. 11). Wo solche Kleckse nicht in ihrer ganzen Dicke im Schnitt liegen, sondern angeschnitten sind, kann man mitten in den Körnern eine runde Lücke etwa von der Grösse eines der Zelle entsprechenden Kernes ausgespart finden, die man wohl auch ohne Zweifel für die Stelle des einstigen Kernes wird deuten dürfen. Damit wäre bewiesen, dass jeder runde Körnerhaufen dem Aequivalent einer Zelle entspricht und dass die Körner in deren Protoplasma liegen. Von diesen Granula habe ich nun im Hämatoxylin-Eosin-Präparat (und zwar bei Behandlung mit Glycerin-Eosin, wobei die Henle-sche Schicht Eosin annimmt) nichts sehen können, wie denn auch diese Hülle immer als ganz besonders homogen und glasig erscheint und beschrieben wird. Da wo keine Henle'sche Scheide

und keine Cuticula besteht, also auf Querschnitten in der Höhe der Haarpapille ist nichts, was der Färbung sich zugänglich erwies. Auch in jener Höhe der Haarzwiebel, wo schon eine Scheidung in innere und äussere Wurzelscheide sich anzeigt, aber weder Henle'sche Schicht noch Cuticula differenzirt sind, wo die Bulbuszellen zwar Pigment enthalten, aber noch keine Verhornung erfahren haben, was sich an ihrer gut erhaltenen Zellform und ihren Kernen ausspricht, da ist auch kein Feld für die Reaction. Nun giebt es aber auch Haardurchschnitte, an denen man Henle- und Huxley'sche Schicht nicht unterscheiden kann, da zwischen Cuticula und äusserer Wurzelscheide nur eine einheitliche Schicht ausgebildet ist. Die vollständige Verhornung des Haarschaftes, die sich in Schwund der Kerne und Verlöschen der Zellgrenzen und in sonderbar faseriger Structur geltend macht, scheint mir den Schluss zu rechtfertigen, dass das höher gelegene Querschnitte sind, wo die scharfe Trennung in die beiden Schichten innerhalb der innern Wurzelscheide sich noch nicht vollzogen hat. An solchen Objekten färbt sich dann die innere Wurzelscheide in toto, aber nur diese. Der ganze blaue Farbenring sondert sich in einzelne blaue Kleckse, die sich wiederum in Körnerhaufen auflösen lassen. Die an der Peripherie liegenden sind compakter, dichter mit Körnern angefüllt und zwar nur die äusserste Reihe, die der Henle'schen Schicht entspricht. Es kündigt sich also in diesem verschiedenen Verhalten der Körner doch schon die werdende Trennung in 2 Schichten an.

In jugendlichen Haaren, wo die Verhornung noch nicht so weit fortgeschritten ist, ist die Henle'sche Schicht am intensivsten gefärbt, daneben reagiren die Centren jener kernlosen rundlichen und unregelmässigen hyalinen Krümel und Schollen, die zwischen geschrumpften Kernresten in der Huxley'schen Schicht getroffen werden; sie bilden aber nur vereinzelte blaue Punkte; ferner färbt sich das Oberhäutchen, doch nicht homogen und diffus, sondern ähnlich einer Kittleistenzeichnung (Fig. 8), zwischen der immer spindelförmige, offenbar den platten Zellen entsprechende Lücken ausgespart bleiben mit noch färbbaren Kernen in der Mitte. Hier also, wo die Cuticula noch nicht ein homogenes Häutchen darstellt, sondern noch deutlich

ihre Zusammensetzung aus platten Zellen sichtbar ist, findet die Reaction günstigen Boden, nicht aber bei der fertigen homogenen Glashaut der Cuticula, dem Endprodukt des Verhornungsprocesses.

Wir werden sehen, wie dieser specielle Fall eine allgemeine Regel bestätigen hilft. Auch der Haarschaft ist noch nicht völlig zu Horn geworden, sondern verräth noch den zelligen Aufbau, mit rothgefärbten Kernen; zwischen den Zellen aber tauchen unendlich feine blau gefärbte Fäserchen auf, die in der Längsrichtung des Haares verlaufen, auf dem Schnitt also als feinste Pünktchen erscheinen, auf etwas schräg getroffenen Schnitten bei Heben und Senken des Tubus in ihrer Fasernatur leicht erkannt werden (Fig. 8 u. 9). In diesem frühen Stadium sind die Fäserchen ungefärbt nicht zu sehen, sodass ich gerade an diesen Elementen zeigen kann, wie viel die Methode bloss zur Feststellung des Thatsächlichen leistet, wie sehr sie die Gunst der Histologen verdient. Ich glaube nun annehmen zu dürfen, dass diese feinsten durch die Methode nachweisbaren Fäserchen identisch seien mit Hornfibrillen, die Waldeyer als letzte Formelemente der Rindensubstanz anspricht. Wenn es sich so verhält, so darf ich mich der Hoffnung hingeben, in der Methode ein Mittel gefunden zu haben, um die Fäserchen allgemeiner bekannt und demonstrirbar zu machen, denn bisher haben sie noch nicht allgemeine Anerkennung gefunden. Kölliker konnte Fäserchen nicht isoliren, wiewohl er zugiebt, dass das streifige Aussehen der Faserzellen auf eine solche Zusammensetzung hindeute. Ich betone absichtlich die Möglichkeit, an solchen Fäserchen durch Heben und Senken des Tubus die Dimension zu erkennen, um für sie den Verdacht der Verwechslung mit Pigmentkörnchen oder mit Luft gefüllten Lücken (Kölliker pag. 226) von der Hand zu weisen. Ich bitte auch bei Nachprüfung jugendliche Haare zu wählen und die Verhältnisse des Querschnittes, wie ich sie oben geschildert, billigerweise zu berücksichtigen, da in stärker entwickelten Haaren jene Pigmentkörnchen und Luftspältchen allerdings stören und alles verdecken können. Es ist also durchaus nicht jeder Haarquerschnitt dazu geeignet, diese Fasern zu studiren. Der fertige hornige Haarschaft färbt sich nie mehr, wiederum eine Bestätigung

der allgemeinen Regel, dass die Methode die Anfangsstadien der Hornbildung und nicht das fertige Horn heraushebe.

An andern Haardurchschnitten kommt es vor, dass nur die Körner der Huxley'schen Schicht und zwar, wie mir scheint, perinucleäre Körner den violetten Farbstoff aufnehmen; an dem Objekt, das ich im Auge habe, fehlt noch jede Verhornung des Schaftes, jede Differenz von Mark und Rinde, das eigentliche Haar besteht aus wohlgebildeten Zellen mit gut gefärbten Kernen, dann folgen 2 Lagen platter, concentrisch geschichteter Zellen, die als Oberhäutchen anzusprechen sind, dann die Huxley'sche Schicht der innern Wurzelscheide, von der sich nach aussen schon die scheinbar glasigen homogenen Zellen der Henle'schen Schicht mit flachen und geschrumpften Zellen abheben. Da unsere namhaftesten Histologen die Kernlosigkeit der Henle'schen Schicht betonen, so muss ich darauf aufmerksam machen, dass das durchaus nicht für alle Stadien gilt, sondern dass im Anfang trotz deutlicher Differenzirung dieser Schicht Kerne wohl noch nachweisbar sind (Fig. 9). Es folgt dann die äussere Wurzelscheide mit peripherischer Keimschicht mit Palisadenzellen und Mitosen, weshalb ich den Schnitt in die Nähe der Papille verlege. Das ist nun wohl ein sehr frühes Stadium, da weder Cuticula noch Haarrinde Spuren der Verhornung zeigen, auch die Henle'sche Schicht doch offenbar noch nicht als verhornt gelten kann, und da färbt sich nun gar nichts als die Körner der Huxley'schen Schicht, jedoch nicht alle. Zwischen violetten sind auch solche, die das Carmin aufgenommen haben. Nach Menge, Grösse und Lagerung stimmen die tingibeln Körner mit denen überein, die Kölliker in seiner Gewebelehre als Eleidin auffasst und abbildet (pag. 176). Während nun aber Kölliker die Begriffe Keratohyalin und Eleidin promiscue und synonym gebraucht, so hätten wir, wenn wir an der Unterscheidung festhalten, hier Keratohyalinkörner vor uns, von denen ein Theil noch das Carmin festhält, ein anderer schon die Gram'sche Methode zulässt. Es wäre von Bedeutung, in ein- und derselben Schicht gleichwerthige Körner von verschiedener Reaction zu finden. Es wäre damit die Kluft zwischen der einen und der anderen Kategorie von Keratohyalinkörnern überbrückt. Da nun auf der einen Seite tiefe Schichten verhornter Zellen, die

über der Körnerschicht liegenden Gebiete sich der Methode willfährig erwiesen, auf der andern Seite ein Theil der Keratohyalinkörner den Farbstoff annimmt, so schien zwischen den beiden Elementen doch eine gewisse Verwandtschaft aufgedeckt und die Betheiligung der Keratohyalinkörner am Verhornungsprozess bestätigt, wenn auch darum noch nicht ganz aufgeklärt. Die ersten Elemente, die diesen Prozess einleiten, wären also hiernach in der Huxley'schen Schicht zu suchen, das erste Hornprodukt aber wäre dann in den hellen, scheinbar homogenen glasigen Zellen der Henle'schen Scheide zu vermuthen, die sich in feinste Körnerhaufen auflösen liessen und darin ein analoges Verhalten zur basalen, unter gewissen pathologischen Umständen zur ganzen Hornschicht der Oberhaut darboten. Damit wäre denn auch der Grund der allmählichen Differenzirung der innern Wurzelscheide in ihre 2 Schichten, Henle'sche und Huxley'sche auf das erste Auftreten von Verhornungserscheinungen zurückgeführt. Diese Auffassung würde dadurch bestätigt, dass die innere Wurzelscheide einheitlich angelegt und noch nicht in 2 Schichten geschieden ist zu einer Zeit, da die Gram'sche Methode noch keinen Erfolg hat, wo also von Verhornungsanfängen noch nichts zu spüren ist. Die Voraussetzung für eine solche Beweisführung wäre dabei immer, dass die Elemente, die Verhornung einleiten, sich nach der Methode tingirten. Ich kann dabei nur betonen, dass diese Annahme anfechtbar ist, dass sie ganz streng kaum wird bewiesen werden können; dass sie aber eben das Ergebniss von mannigfaltigen und zahlreichen Eindrücken ist, die an den allerverschiedensten Objekten gewonnen wurden.

Auf anderen Querschnitten ist die Huxley'sche Schicht von zahlreichen, grössern und unregelmässig gestalteten violetten Körnern gefüllt und gleichzeitig färben sich im Haar feinste Fibrillen bei vorzüglich erhaltenen Zellen sammt Kernen (Fig. 8 u. 9). Es liegt nahe, einen solchen Zustand als ein etwas vorgeschritteneres Stadium anzuerkennen. Bei der Vorsicht, die bei der Beurtheilung von Uebergangsbildern geboten ist, könnte es sich auch um eine zufällige Abweichung handeln.

Werden Haare in ihrem Verlaufe weiter oben vom Schnitt getroffen, so kann man oftmals überhaupt nur Fäserchen der Rinde und Haarcuticula reagiren sehen. Ganz oben ist dann ein

solches Haar in centrifugaler Richtung umgeben von Hornschicht, Körnerschicht, Stachelschicht, von denen die erste je nach dem Stadium der Verhornung, in dem sie sich befindet, reagirt und zwar in Form von concentrisch angeordneten Lamellen. Nahe der Mündung des Haarbalges wird das Haar von einem ziemlich dicken Mantel loser, zerknitterter Hornblättchen umhüllt, die die Reaction nicht mehr oder doch nur in einzelnen Exemplaren noch annehmen, und erst in einem gewissen Abstande kommt ein dicker violetter Ring, dann die Körnerschicht mit grösstentheils nicht reagirenden Körnern. Es sind das dann Bilder, die vollständig dem Uebergang der äusseren Wurzelscheide in die Oberhaut entsprechen, wo eben die Umhüllung des Haares mehr nach dem Oberhauttypus gebaut ist, als nach dem der Wurzelscheiden. Diese Höhe entspricht dem Abschnitt über den Mündungen der Talgdrüsen. Ohne damit die Fülle der Bilder vollständig erschöpft zu haben, habe ich doch die Haupttypen, die immer wiederkehren in den verschiedensten Objekten, herausgegriffen.

Um nun andere Färbungsresultate mit den unserigen zu vergleichen, so sei zuerst Unna erwähnt, der mit Jodmethylanilin und Jodviolett innere Wurzelscheide und basale Hornschicht der Oberhaut isolirt färbt. Neben der Darstellung der Kerntheilungsfiguren als Hauptzweck gewann Flemming als Nebenergebnisse eine bräunlich-rothe Färbung elastischer Fasern, eine hellrothe der verhornten inneren Wurzelscheide; Hornzellen waren für Jodgrün empfänglich. Reinke fand, dass verhornte Zellen überhaupt eine Neigung zu Anilinfarben bekunden, wie Holz und Kork der Pflanzen. So hat er mit Safranin und Gentiana Mark und Rinde des Haares, Cuticula, innere Wurzelscheide, Hornschicht der Oberhaut, verhornte Theile der Zunge, Nagel, Cornea, Federn und Hornschwamm färben können. Es ist Reinke nicht entgangen, dass bei dieser Färbung manche Differenzirungen deutlicher hervorgehoben werden. Auch er betont die Verdeutlichung der Waldeyer'schen Fibrillen durch die Färbung und fasst die tingible Substanz auf als einen Uebergang des lebenden Zellleibes zur verhornten Zelle. Er sieht die Cuticula sich Anfangs färben, später farblos bleiben, das Mark färbt sich nach Schwund des Keratohyalins und bleibt dann durch das ganze Haar gefärbt, auch da, wo das Mark lufthaltig wird. In Hornschicht und innerer Wurzelscheide färbt sich das Innere der

Zellen, die Membran, die nach Unna's und Kölliker's Ansicht verhornt, nicht. Reinke glaubt daher, dass die Verbindung des Keratohyalins mit dem Zellplasma eine nur schwach verhornende und tingible Substanz hervorbringe, während der Keratohyalinfreie Rand ganz verhorne. Er ventilirt auch die Frage, ob nicht die tingible Substanz eine Vorstufe der Verhornung, ein Prokeratin, darstelle, die sich nur dort erhielte, wo vorher Keratohyalin zugegen war. Einem anderen Modus der Verhornung würden dann Haarrinde und Cuticula folgen, die bald vom tingiblen Prokeratin zum Keratin übergingen, weil sie des Keratohyalins entbehrten. Reinke kommt also zu ähnlichen Vorstellungen, wie sie oben, unbeeinflusst von ihm, sich herausgestellt haben. Inwiefern die Gram'sche Methode jenen einfachen Färbungen überlegen ist, lehrt eine Vergleichung der Resultate und ein Blick auf unsere beiderseitigen Tafeln. Reinke muss eine Färbung der Kerne in Papille, Zwiebel- und Wurzelscheiden mit in den Kauf nehmen. Feinere Differenzirungen innerhalb der Wurzelscheiden und ihrer Elemente sind nicht möglich. Durch die eingreifendere Entfärbung ist die Gram'sche Methode wählerischer, electiver, färbt also isolirter, dann aber auch schärfer und präciser. Wenn Kölliker an den Färbungsresultaten Reinke's mit Gentiana und Safranin wenig gesetzmässiges findet, und darin den besten Beweis sieht, wie wenig wir noch die Wirkung der Farbstoffe übersehen, so lässt sich vielleicht auf unsere Vorschläge dies Wort nicht völlig ausdehnen, denn hier scheint etwas gesetzmässiges doch durchzuschimmern. Bei diesen Untersuchungen leitet mich die Ueberzeugung, dass zum Studium der noch so wenig aufgeklärten Verhornung keine Methode so gute Dienste leiste, wie eben die Gram'sche. Inwieweit sie bei Untersuchung des Nagels fruchtbringend sein kann, werden wir später sehen und darin zugleich einen Vortheil vor den Reinke'schen Proceduren sehen können, die gerade am Nagel nicht weiter geführt haben, weil er sich ganz und gar färbt und keine weiteren Unterscheidungen zulässt.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass der fertige Haarschaft sich nicht mehr färbt, und dass im Gegensatz zu Reinke's Verfahren auch das Haarmark, namentlich jene querliegenden rechteckigen Markkästchen im Haar der Nagethiere keinen Farbstoff behalten. Wo Haare ausgefallen sind, da füllt sich die

leere Wurzelscheide mit zahlreichen verhornenden vieleckigen Zellen. Es scheint unter solchen Umständen manchmal zu einer ganz erstaunlich abundanten Produktion von Keratohyalin zu kommen, auch habe ich dann in solchen abgeschilferten Zellen eine ganz besonders scharfe und zackige Körnelung gefunden.

Die früheste Reaction fand ich an Haaren nahe dem Naseneingang bei dem Hunde-Embryo von ca. 8—10 cm Länge, dem auch die Fig. 18 entstammt. Feine blauen Linien zogen da von der Oberfläche in den Haarfollikel hinein.

Nägel (Fig. 1, 2 u. 12).

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die ersten Zellen, die im menschlichen Körper eine Verhornung erleiden, dem Nagel angehören. Somit musste es von Interesse sein, an diesem Objekt die Methode zu prüfen und umgekehrt, wenn es ging, mit der Methode die Verhornung des Nagels zu studiren. Zu diesem Zweck untersuchte ich zwei menschliche Embryonen, den einen von 25 cm ganzer Länge und 19 cm Scheitel-Steisslänge, dessen Alter also wohl ans Ende des 5. Monats zu setzen ist[1]) und einen anderen von 13 cm ganzer Länge und $9^1/_2$ cm Scheitel-Steisslänge, der etwa in die 1. Hälfte des 4. Monats gehört und etwas jünger sein mag als der von 9,3 cm Rumpflänge, dessen Nägel Kölliker abbildet. Da im 3. Fötalmonat die erste Anlage der Nägel stattfindet, ist der Anfang des 4. Monats vielleicht das geeignetste Entwicklungsstadium, um den ersten Verhornungsanzeichen zu begegnen. In der That finde ich nun am vorderen Rande des Nagelfeldes, also am Saum, die ersten Zellen, die sich der Reaction zugänglich erweisen (Fig. 2 a). Ueber einer Keimschicht, die dem Nagelbett aufruht, folgen ungefähr 3 Schichten abgeflachter Zellen mit hohlkugeligen und hutpilzförmigen Kernen, wie sie in der Epidermis so häufig getroffen, aber in ihrer Bedeutung so wenig klargestellt sind, dann kommt eine oberste Schicht von Zellen mit krümeligem Leib und mehr

1) Da die Schweissdrüsen an der volaren Fläche der grossen Zehe angelegt sind und unten schon eine Krümmung erfahren, aber noch kein Lumen besitzen, so stimmt darnach die Altersbestimmung auch nicht übel, wäre aber vielleicht eher etwas später, Anfang des 6. Monats zu setzen, was nicht gegen die Maasse verstösst, die am Spirituspräparat natürlich etwas zu klein ausfallen.

rundlichen Kernen. Von diesen Zellen nehmen nun die vordersten am Saum violetten Farbstoff an, wären sonach die ersten Zellen im menschlichen Körper, in denen die Anzeichen der Verhornung nachzuweisen sind. Wichtig ist für unsere Anschauungen, dass die Zellen sich nicht diffus färben, sondern dass durch die Färbung eine feine Granulirung aufgedeckt wird, die nach der Tiefe zu in eine mehr streifige oder faserige Structur übergeht. Die lockeren gewucherten Epidermiszellen vor dem Nagelsaum, ein Rest der schon früher angelegten Epidermiswucherung, die von Hensen als Urnägel, Vorläufer der Nägel, bezeichnet werden, geben an ihrer äussersten Spitze auch die Reaction (Fig. 2 b). Jedoch reagirt keine andere Stelle des epidermoidalen Ueberzuges der grossen Zehe. Bekanntlich sind die Zehen mitsammt den Nägeln in ihrer Entwicklung den Fingern gegenüber immer etwas zurück und darum bürgen die Zehennägel in diesem Zeitpunkt für möglichst primitive Verhornung. Die Reaction der Zellenparthie vor dem Nagel ist nun eine recht interessante Thatsache. Es wäre damit beginnende Verhornung nachgewiesen in einem Abschnitt der Epidermis, der ursprünglich morphologisch zur Nagelanlage gehört, dann aber durch Ausbildung des Saumes, also hier der distalen Grenzfurche, von ihr abgetrennt wurde und später jedenfalls nicht mehr zur Nagelplatte gehört. Es ist dies eine Parthie von Zellen, die dem beim Menschen verkümmerten Sohlenhorn, dem volaren Theil der Nagelanlage homolog ist. Morphologisch auf dem Rückgang begriffen, würde sie also durch die Reaction, wenn ich so sagen darf, chemisch noch ihre ursprüngliche Bestimmung verrathen, die ihr freilich auf halbem Wege wieder verloren geht (Fig. 2 *b*). Inwieweit das Eponychium sich an der Verhornung betheiligt, ist nicht leicht festzustellen; doch glaube ich einen ungefärbten hellen, lichten Saum über der gefärbten Region als solches ansprechen zu dürfen. Demnach würde es also nicht von der Verhornung ergriffen. Das erste Auftreten verhornter Zellen nahe dem Nagelsaum, also dem Nagelfalz entfernt, entspricht der bekannten Thatsache, dass die erste Nagelanlage nicht im Nagelfalz, sondern vor demselben liegt und erst späterhin in den Falz hineinrückt. Wurden die Verhältnisse des Grosszehennagels an longitudinalen Schnitten durch den ganzen Fuss in der Achse des Metatarsusknochens studirt, so dienten Flächen-

schnitte durch die Hand desselben Embryos parallel der Vola zur Untersuchung der Fingernägel; in den ersteren zeigte sich zunächst ein violetter Saum nahe der vorderen distalen Grenzfurche, aber der Saum erscheint, bei schwächerer Vergrösserung wenigstens, als feine Linie, weil eben die Zellen in der Richtung ihrer kleinsten Dimension getroffen werden; beim Flächenschnitt aber durch den Finger werden auch die verhornenden Zellen flach getroffen und erscheinen als ansehnliche Vielecke mit intensiver und ganz scharfer violetter Färbung, die an wenigen diffus, an weitaus den meisten aber als feines Gitter- oder Netzwerk auftritt (Fig. 1 b). Ob dasselbe mit der Protoplasmafaserung etwas zu thun habe, ist mir nicht klar geworden, scheint mir aber bei der mannigfaltigen Anordnung der Protoplasmafibrillen nicht ausgeschlossen. An den beiden seitlichen Enden des U-förmigen blauen Saumes finden sich nun Körner (Fig. 1 d), die ebenfalls violett gefärbt sind und auf den ersten Blick wie Keratohyalinkörner aussehen, aber neben kleinen auch auffallend grosse Exemplare führen, die dann in einem leicht gebläuten, tropfenähnlichen Körper noch 10 und mehr scharf violett tingirte runde Körnchen verschiedener Grösse enthalten. Da ich an Keratohyalin dergleichen nicht gesehen habe, frage ich mich, ob ich jene Körnchen vor mir habe, die Ranvier als Onychinsubstanz beschrieben und vom Eleidin ausdrücklich abgetrennt hat. Dass sie carminroth erscheinen, wo die Entfärbung etwas stärker ausgefallen ist, würde sie zu Keratohyalin gesellen; ferner finden sie sich in so grossen Haufen in etwas tiefer, d. h. volar gelegenen Schnitten und daselbst so intensiv mit Hämatoxylin färbbar, auch der Säure-fuchsin-Pikrinsäure-Differenzirung Stand haltend, dass sie sich von Keratohyalin darin nicht unterscheiden.

Sehr verschieden gestalten sich nun die Verhältnisse schon nach knapp 2 Monaten, also am Ende des 5., Anfang des 6. Monats beim 2. Embryo (Fig. 12). Bei intensiverer Färbung tingirt sich die eigentliche Nagelsubstanz, also ohne Matrix, so ziemlich in ganzer Dicke und doch gibt ein solches Object Anlass zu den verschiedensten histologischen Betrachtungen. Vor Allem gewinnt der lamelläre Bau der Nagelsubstanz an Deutlichkeit. Die dachziegelförmige Anordnung der Blätter, die dorsalvolar verlaufen und stets eines vom andern überragt werden, ist

namentlich nach vorn, gegen die distale Grenzfurche, schön ausgeprägt. Auf dieser Entwickelungsstufe ist der dachziegelförmige Bau noch nicht überlagert von horizontalen Lamellen, wie später. Ferner kann besser als bei jeder anderen Färbung beurtheilt werden, wie weit der Nagel in den Falz eingetreten ist. Da dies Hineinrücken vom 5.—8. Monat allmählich geschieht, hat die Feststellung dieses Vorganges ein diagnostisches, unter Umständen vielleicht sogar forensisches Interesse, und durch die exacte, haarscharfe Hervorhebung der Nagelsubstanz ist die Gram'sche Methode jeder anderen überlegen (Fig. 12 a). Ist also in meinem ersten Objekt von einem Eintreten des Nagels in den schon angebildeten Falz noch gar keine Rede und liegt das primitive Nagelschüppchen zunächst mitten auf der Epidermis des Bettes, so ist jetzt anfangs des 6. Monats eine Platte entstanden, die schon zur Hälfte in den Falz hineinreicht und in feinen Lamellen, spitz zulaufend, dort endet. Alle Blätter von der Tiefe bis zur Oberfläche der Nagelplatte weisen den feinen Körnchenbau auf, der so oft erwähnt wurde. Da wo die Lamellen spärlicher und dünner werden, ganz hinten im Falz, ist dieser Bau naturgemäss am deutlichsten. Das proximale Ende der Hornlamellen ist umgeben von zahlreichen Körnern verschiedener Grösse, die an Keratohyalin erinnern, aber die Gram'sche Färbung annehmen (Fig. 12 a). Bei stärkerer Entfärbung gibt der Nagel seine Farbe ab zu einer Zeit, da die ganze Oberhaut noch einen intensiv violetten Saum bewahrt und am Nagel sind dann nur wenige Lamellen noch gefärbt, namentlich da, wo sie sich etwas aufblättern am vorderen Rande, in der Nähe des Saumes. Der Nachweis so frühzeitiger Verhornung, oder wenigstens der Einleitung dieses Vorganges, ist deswegen für das Verständniss derselben wichtig, weil er auf's Neue beweist, wie unabhängig er von der Vertrocknung ist. Es hat zwar dieses Beweises nicht erst bedurft. Man hat von jeher die Verhornung wasserbewohnender Thiere als Argument angeführt und wohl nie daran gezweifelt, dass das Neugeborene bereits verhornte Nägel mit zur Welt bringt; aber für die genauere Zeitbestimmung des Beginnes der Verhornung im intrauterinen Leben, wo von einer Vertrocknung nicht die Rede sein kann, ist eine Methode, die nach aller Erfahrung Horngebilde so exact nach-

weist, von Werth. Das Färbungsresultat am Nagel eines 3 Monat alten Kindes bestätigt wieder das Gesetz, dass nur die unteren Lagen sich färben, die oberen völlig verhornten nicht mehr.

Klauen.

Auch Wiederkäuer-Hufe habe ich in den Bereich dieser Untersuchungen gezogen und an einem Rindsembryo von 9 cm, einem anderen von 4 cm Rumpflänge an Vorderhufen schon beginnende Reaction gesehen. Es hat mich überrascht, sie in grösserer Ausdehnung auf der dorsalen Seite auftreten zu sehen und zwar in dem ausgehöhlten Abschnitt derselben, während der Theil, der doch später zum Auftreten bestimmt ist, erst Anfänge der Verhornung verräth. Es stimmt dies allerdings mit der Thatsache überein, dass an Nägeln, Hufen, Klauen und Krallen stets die dorsale Platte härter und fester wird. Die violette Farbe tritt hier an der Klaue mehr in oberflächlichen Schichten auf und von grossem Interesse sind nun Fasern, die senkrecht zur Oberfläche aus den tieferen Schichten aufsteigen, die Zellen umziehen, oft dicht gedrängt zu Bücheln und Garben. Von diesen färbt sich nun ein Theil bis in die Nähe der oberflächlichen, verhornenden Schichten. Zieht man zur Vergleichung Schnitte derselben Objekte herbei, die nach Weigert's Fibrinmethode oder nach Kromayer's Vorschrift behandelt sind, so färben sich dieselben Fasern, aber in viel grösserer Menge und künden sich durch ihre Anordnung und Zahl als Protoplasmafasern an; ich möchte sogar glauben, dass die embryonale Klaue ein ganz besonders geeignetes Objekt zur Verdeutlichung dieses Faserverlaufes abgibt. Entsprechend dem Grad der Differenzirung dieser 3 genannten Methoden färben sich nach Kromayer's Vorschrift am meisten, nach Weigert weniger, nach Gram nur einzelne. Wenn man nun die Stellen nach Gram violett gefärbter oberflächlicher Zellen mit der Lage der Protoplasmafasern vergleicht, so gewinnt man den Eindruck, dass da, wo die letzteren sich theilweise nach Gram färben, die ersten Zeichen oberflächlicher Verhornung auftreten. Ich werde auf diesen Zusammenhang noch einmal zurückkommen.

Oberhaut.

Im Anfang des 4. Embryonalmonats konnte weder an der Hand noch am Fuss ein Zeichen der beginnenden Verhornung festgestellt werden und doch ist bei der mächtigen Hornlage, die späterhin Handteller und Fusssohle tragen, anzunehmen, dass diese Theile auch in der Verhornung den übrigen Hautdecken des Körpers voranschreiten. Um so schärfer und auffallender hob sich davon ja der verhornende Nagel mit seiner Farbenreaction ab. Selbst an der Ferse ist keine Spur von Verhornung aufzudecken. Anders am Anfang des 6. Monats. Da umzieht ein scharfer violetter Saum die ganze grosse Zehe, in etwas dickerer aber lockerer Schicht auf der volaren Seite als auf der dorsalen; in der Hautbucht auf der volaren Seite des ersten Phalangalgelenks sammeln sich abgeschilferte polygonale Hornschüppchen an, die auf Schnitten vielfach von der Fläche getroffen sind. Sie sind zum Theil ganz schön isolirt, sodass man ihre feinere Structur genügend scharf sieht. Durch die Färbung wird eine bald mehr faserige Streifung, bald mehr netz- und gitterartige Zeichnung, bald mehr eine krümelig-körnige Beschaffenheit hervorgehoben, die mit den Faltungen und Runzeln der zerknitterten Hornschüppchen nichts zu thun hat, diese an Zartheit und Feinheit übertrifft. Wohl aber mag sie mit der Protoplasmafaserung zusammenhängen. Ich betone nur die Verschiedenheit dieser Faser- und Gitterzeichnungen von den Haufen feinster Körnchen, wie wir ihnen im Laufe dieser Untersuchungen so oft begegnet sind, ohne darum einen ursprünglichen genetischen Zusammenhang läugnen zu wollen. In diesen verhornten Schüppchen sind fast überall die Kerne verschwunden. Schon in diesem frühen Alter hebt sich stellenweise über dem violetten Saum eine mehr blättrige ungefärbte Schicht ab, die also nach meiner Auffassung schon als völlig ausgebildetes Horn gelten müsste. Wie vieles hat sich somit in der Oberhaut im Sinne der Verhornung in den 2 Monaten verändert! Um freilich ein genaueres Bild des Vorganges zu gewinnen, müsste man einige Zwischenstadien untersuchen können, ein Material, das mir augenblicklich nicht zu Gebote steht. Ueberhaupt kann ich mir ja nicht verhehlen, dass diese Bogen nur die Anregung zu Einzelstudien geben können, und die wenig bearbeitete Frage der Verhornung nur auf's

Neue beleben wollen, aber nicht in allen einzelnen darin berührten Kapiteln Abschliessendes und Vollständiges bieten können. Dazu ist der Stoff zu gross und zu vielseitig. Ich habe mir wenigstens angelegen sein lassen, dass der Versuch nicht zu einseitig ausfalle.

Der erwähnte Lamellenbau, die Färbung der tieferen Blätter und Entfärbung der oberflächlicheren ist auch an der Haut der erwachsenen weissen Ratte gut zu studiren. An den Haarmündungen setzt sich die blaue Lamellenschicht trichterförmig, in der Tiefe scheidenförmig nach unten fort und geht dann allmählich in die Cuticula des Haares über, ohne dass man die Grenze genau angeben könnte. Lange ist noch die Abgrenzung der Cuticula in die einzelnen Zellterritorien angedeutet.

Als Abkömmlinge der Epidermis mussten nun auch Schweiss- und Talgdrüsen sowie die Milchdrüsen interessiren. Niemals habe ich an ihnen eine Reaction wahrgenommen. Da die ersteren von der Keimschicht der Epidermis, die letzteren von der äusseren Wurzelscheide, also eigentlich ebenfalls von der Keimschicht abstammen, ist das nur wieder eine consequente Bestätigung des allgemeinen Gesetzes. Dasselbe gilt von den Milchdrüsen und den sogenannten Montgomery'schen Drüsen, die ja nichts anderes als Talgdrüsen sind. Die Bedeutung dieser Thatsache werde ich später bei der Schilderung der pathologischen Befunde würdigen.

In Hornschüppchen und zwischen Lamellen kann man hier und da epiphytische Bakterien treffen und das gibt dann erwünschten Anlass, die verschiedenen beschriebenen Krümelungen und Strichelungen der verhornenden Zellen damit zu vergleichen. Was also sonst das Studium der Epiphyten erschwert und Unna veranlasst hat, ihnen mit besonderen Methoden beizukommen, das ist uns für unsern Zweck ganz lieb. Man kommt dadurch zur Gewissheit, dass kein Geübter die Körner mit Kokken, die Strichelchen mit Bacillen verwechseln wird.

Wenn man von der Verhornung als einer allgemeinen Eigenschaft epidermoidaler Zellen spricht, so geschieht das eigentlich wohl mehr im histologischen Sinne, als in der Meinung, dass überall am Körper die Hornschicht ein hornähnliches Gepräge trage. Zu Materialanhäufungen, die mit Horn eine gewisse Aehn-

lichkeit haben, kommt es denn doch nur an ganz wenigen Stellen. Als solche sind Fusssohle und Handteller zu bezeichnen. Wenn nun die Ansicht von der Leistung der Färbung richtig war, nach der in Bildung begriffenes Horn der Färbung zugänglich, fertiges Horn dagegen nicht mehr färbbar war, so konnte vermuthet werden, dass bei reichlicher Ablagerung von Hornschichten die tieferen Zellenlagen färbbar wären, die oberflächlichen Hornlager sich entfärbten. Und in der That, so war es auch. Hart über der Körnerschicht beginnt der violette Saum mit scharfem Rande, um sich über mehrere Zellschichten zu erstrecken und nach oben allerdings nicht mit scharfem Rande, sondern in Form zersprengter zerklüfteter Schollen, die sicherlich einzelnen Zellcomplexen entsprechen, nach und nach aufzuhören. Aus dem mächtigen, grösstentheils entfärbten Hornpolster über dem Stratum lucidum heben sich nun scharf gefärbte Schuppen und Schollen ab. Vor allen anderen fallen als solche gefärbte Gebilde die Schweissgänge mitsammt dem Porus auf. Wo ausnahmsweise eine ganze Spiraltour oder gar 2 solcher in die Schnittebene fallen, da hebt sich dann ein geschlängelter violetter Kanal scharf von der farblosen Umgebung ab. So ganz farblos ist freilich die Umgebung nicht, denn nach den Schweissgängen haben in zweiter Linie Epidermisschuppen in der unmittelbaren Nachbarschaft derselben noch Farbstoff festgehalten. Daher kommt es, dass bei schwacher und bei Lupen-Vergrösserung, ja für die Betrachtung mit blossem Auge schon die gefärbten Platten säulenförmig aufgethürmt erscheinen und daher als vertikale Streifen die Hornschicht durchziehen. Wo ein Schweissgang in seinem unteren Verlauf in einem thalförmigen Einschnitt der Keimschicht zwischen zwei Papillen quer getroffen ist, da hat auch er Farbstoff festgehalten und erscheint als ein scharfbegrenzter violetter Ring, umgeben von zahlreichen keratohyalinen Körnern. Also auch hier die unmittelbare Nähe von Körnern und Farbzone. Innerhalb des Corium habe ich niemals Abschnitte der Schweissgänge sich färben sehen.

Bekanntlich besitzen in der Hornschicht die Schweissgänge keine besondere Bekleidung mehr, sondern werden von den Hornzellen der Epidermis eingescheidet. Ob nun doch hier eine regere Regeneration von Zellen stattfindet, ob ein jüngerer Nachwuchs von Zellen von unten her aus der Keimschicht nachrückt,

und deshalb der Färbung noch zugänglich ist, oder ob die Durchtränkung und Berieselung mit Sekret ihr Verhalten dem Farbstoff gegenüber beeinflusst und bestimmt, wage ich nicht zu entscheiden. Auf alle Fälle ist der Nachweis nicht ganz unwichtig, dass innerhalb der Keimschicht in relativ grosser Tiefe die ersten verhornenden Zellen den Schweissgängen angehören. Die Verhornung greift hier also nicht so tief hinein wie am Haar und seinen Scheiden, aber doch tiefer als sonst wo in der Oberhaut. Der Inhalt der Schweissgänge färbt sich jedenfalls nicht mit, denn auf Querschnitten durch dieselben ist die Lichtung als helle Lücke ausgespart. Zielen nun die erwähnten blauen Streifen in die Lücke zwischen 2 Epidermishügel, in den Einschnitt, der dem Schweissporus entspricht, so thürmen sich doch auch in der Axe der Epidermishöcker solch blaue Säulen auf aus gefärbten Platten, die sich discontinuirlich über einander schichten, ohne einander zu berühren. Noch ist zu bemerken, dass die Wandungen des Schweissporentrichters, aber überhaupt die ganze Oberfläche den Farbstoff wieder etwas fester hält, was am Ende doch für einen Einfluss der Befeuchtung durch das Sekret sprechen könnte. Alle die geschilderten Verhältnisse, die blauen Säulen und die Reaction der Schweissgänge lassen sich schon vortrefflich an der Zehe des 3 Monate alten Kindes studiren. Damit stimmen grundsätzlich die Bilder vom Handteller beim Erwachsenen ganz überein, sodass ich die Beschreibung allgemein halten konnte.

Bei der grossen Verbreitung und dem fast regelmässigen Vorkommen der feinen Körnelungen habe ich mich gefragt, ob etwa ein Zusammenhang der Granula mit praeexistenten Structurelementen bestehe, und hierbei kämen vor allem die Protoplasmafasern in Betracht. Da nun solche Fasern besonders schön in die Stachelzellenschicht und namentlich neben Verhornung gut nachzuweisen sind, so schienen Schnitte von Handfläche und Fusssohle zur Untersuchung dieser Verhältnisse geeignet. Kromayer hielt die Keratohyalinkörner für Zerfallsprodukte der Protoplasmafaserung, gestützt auf das ähnliche Verhalten beider Dinge der Fibrinmethode gegenüber. Wenn man nun die Abhängigkeit der verhornenden Zone von der Körnerschicht berücksichtigt, wenigstens da, wo überhaupt Körner vorhanden sind, so liegt der Gedanke nicht mehr ferne, dass Protoplasmafasern,

Keratohyalinkörner und unsere Granula in Verhornung begriffener Zellen verschiedene Stationen eines Prozesses seien, der wenigstens eine Seite des complicirten Vorganges bezeichne, den wir Verhornung nennen. Das Verhalten der dreierlei Structurelemente den Farbenmethoden gegenüber würde nicht dagegen sprechen. Die Neigung, Farbstoffe aufzunehmen und eingreifenden Differenzirungsmitteln gegenüber festzuhalten, steigt von der Tiefe nach der Oberfläche. Die Keratingranula färben sich nach Gram, die Keratohyalinkörner nach Weigert, dessen Methode eine schonendere Modifikation der Gram'schen ist, die Protoplasmafasern nach den Methoden von Kromayer und Beneke, die beide Weigert's Methode durch schonendere Entfärbung modifiziren. Wir haben also hier in der That eine Stufenreihe vor uns. Aber in anderer Hinsicht sind sie ganz verschieden. Carmin und Hämatoxylin vermögen bloss Keratohyalin, nicht aber Protoplasmafasern noch auch Granula zu färben. Das Verständniss der Histologie mancher Parakeratosen würde durch eine solche stufenweise Entwicklung jener 3 Elemente erleichtert, denn es hätte nichts Auffallendes, dass das Durchgangs- und Vermittlungsstadium einmal übersprungen, der Vorgang also dadurch abgekürzt und vereinfacht würde. Wenn ich mir nun die Präparate, die nach allen Methoden vergleichend behandelt sind, darauf hin ansehe, so muss ich bekennen, dass Einiges für, anderes wieder gegen eine solche Verkettung spricht. Ich sehe die Protoplasmafasern in aller Schärfe und unverminderter Deutlichkeit und Anzahl bis zur verhornenden Farbenzone reichen, also durch die Keratohyalinzone sich erstrecken, ohne hier Zerfall, Verminderung, überhaupt Körnung zu erleiden. Ich muss auch heute noch gestehen, dass mir gerade durch dieses Verhalten von Protoplasmafasern und Keratohyalinkörnern zu einander Beziehungen von Kern und Keratohyalin[1]) immer noch wahrscheinlicher sind, wenn sie auch ganz gewiss nicht allzu einfach vorgestellt werden dürfen. Die Protoplasmafasern hören also plötzlich und durch Keratohyalin nicht wesentlich gestört, am Rande der verhornenden Zone auf. In den untersten Schichten derselben sehe ich sie

1) Ernst, Ueber die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Virchow's Archiv 130, 2.

nicht mehr, dagegen tauchen weiter oben im verhornten Gebiet da und dort faserige Structuren auf, die, von der Regelmässigkeit abgesehen, einige Aehnlichkeit mit Protoplasmafasern haben. Ich kann auch manchmal Zähnelungen der Zellen wie bei Stachelzellen in oberflächlichen Schichten noch auffinden. Im allgemeinen greifen die Zellen allerdings mehr ineinander wie die Theile eines Geduldspiels oder nach der Art geographischer Ländergrenzen und öfters kommt hier noch eine Kittleistenzeichnung dieser Zellgrenzen zu Stande, wenn die Zellen selbst sich nicht mehr färben.

Ich halte es für möglich, dass die tingiblen Körner der Hornschicht aus den Protoplasmafasern durch Zerfall hervorgehen, obgleich ich es zwingend nicht beweisen kann; es können vielleicht an günstigen Objekten diese Verhältnisse noch klarer und durchsichtiger gefunden werden. Dagegen scheint es mir fraglich, ob die Keratohyalinkörner als Mittelglied in diese Kette hineinpassen.

Cyklostomen (Hornzähne) (Fig. 13 u. 14).

Um meiner Sache etwas sicherer zu werden, hatte ich den Wunsch, die Methode an verschiedenartigen Horngebilden niederer Thierformen zu prüfen und wurde durch die Liebenswürdigkeit meines Collegen Maurer mit Material aus der anatomischen Anstalt unterstützt. Vor allem interessirten mich die Hornzähne der Cyklostomen und da standen mir Petromyzon Planeri und P. marinus zur Verfügung. Der Versuch gelang über alle Erwartung bei beiden Formen. Der Grund der Hornschilde hebt sich scharf violett ab und von den Rändern her umfassen gefärbte Säume auch die convexe Oberfläche der Schilde. Die scharfe Grenze, mit der der Hornzahn der untenliegenden Epithelschicht aufsitzt, wird durch die Färbung noch schärfer und, um es genauer anzugeben, sie wird etwas weiter nach der basalen Seite ins unverhornte Epithel hineingerückt. Was die scharfe Grenze bei einfachen Färbungen oder ohne solche verursacht, das sind die massenhaften schwarzbraunen Körnchen des Horngebildes. Durch die Gram'sche Färbung aber thut sich nun zwischen schwärzlicher Körnchenzone und Epithel eine violette Zone auf, die ebenfalls aus feinsten Körnchen besteht (Fig. 14). Die violetten Körnchen gehen allmählich über in glänzende

feine ungefärbte Körnchen und mischen sich auch mit ihnen, gerade so, wie ich es bei manchen pathologischen Verhornungen, am schönsten bei Psoriasis fand, und dann folgt ohne Vermittelung von Keratohyalinkörnern die Stachelzellenschicht. Es fällt mir nun freilich die Aehnlichkeit in der Lichtbrechung zwischen den Intercellularbrücken der Stachelzellen und den ungefärbten hellen Körnchen auf und es wäre nicht unmöglich, dass die feinen Körnchen, zuerst die ungefärbten, nachher die gefärbten Zerfallsprodukte der Protoplasmafasern wären, wofür sich an der Haut der Handfläche einige Anhaltspunkte finden liessen. Jedenfalls verdient die an diesem ganz anders gearteten Objekt mittelst der Methode nachgewiesene Körnchenstructur Beachtung, da sie zweifelsohne als eine ganz typische und verbreitete aufzufassen sein wird. Die violetten Körnchen persistiren bis an die convexe Oberfläche des Hornzahns und mischen sich mit den schwarzbraunen Hornkörnchen. Ob sie als deren Vorstufe aufzufassen seien, muss ich dahingestellt sein lassen. Ihr Korn ist feiner und gleichmässiger und dass sie trotz des Auftretens jener bis an die Oberfläche fortbestehen, spricht eigentlich auch nicht gerade dafür, aber es ist immerhin möglich. Die geschilderten Verhältnisse passen nun nicht etwa bloss für den frei zu Tage tretenden Hornzahn, sondern auch für die Anlage des darunter liegenden, der manchmal in einem fast ebenso vorgerückten Zustand der Verhornung getroffen wird, wie sein Vorgänger. Gelegentlich trifft man auf Schnitten Keime, frühe Anlagen solcher Hornzähne, noch ganz in der Tiefe der Epithelschicht der Mundbucht, noch nirgends bis zur Oberfläche des Epithels durchgedrungen (Fig. 13). Es scheint mir, dass die Methode zum Nachweis solch früher Anlagen von Werth ist, weil sie ihn früher als sonst ermöglicht. Ein in die Tiefe dringender epithelialer Zapfen erfährt an seiner Kuppe eine Einkerbung durch eine keilförmig eindringende bindegewebige Papille (Fig. 13), die zunächst von einer Keimschicht pallisadenförmiger Epithelzellen bekleidet ist. Dann folgen kubische Zellen, die alle zusammen einen Kegel bilden. Auf diesem sitzt dann eine blaue durchsichtige Glocke [1]), die zunächst diffus gefärbt erscheint, sich bei

1) Neben diesen glockenähnlichen Bildungen giebt es auch schalen- oder tassenförmige, und eine solche ist in der Fig. 13 wiedergegeben.

starker Vergrösserung bald aber in feinste Körnelungen auflöst und durch die ganz leidlich erhaltene Kerne durchschimmern. Ueber der Glocke schliesst sich die Epithelmasse, sodass man nicht einmal etwa eine Kluft oder thalähnliche Einsenkung der Oberfläche wahrnimmt. Es muss sich hier offenbar um die allerfrühesten Anlagen der Hornzähne und zugleich um die allerfrühesten Erscheinungen der Verhornung handeln. Für die Bedeutung der blauen feinen Granula spricht ihr frühes Auftreten wohl auch. Statt des geschilderten glockenartigen Gebildes findet man etwas später ein düten- oder zipfelmützenähnliches, dessen Spitze aus gröberen leuchtenden bräunlichen Hornkrümeln, dessen unterer Rand aber aus feinen blauen Granula besteht. In einzelnen zerstreuten Exemplaren sind diese durch mehrere Zellenschichten bis gegen den Grund des Epithelzapfens zu verfolgen. Diese Anlagen von Hornzähnen fand ich namentlich bei Petromyzon Planeri. Bekanntlich finden sich Hornzähne auch bei anderen Formen, zum Beispiel bei Anurenlarven. Es führte mich zu weit, all diesen Formen nachzugehen und so muss ich mich begnügen, die Methode an Petromyzonten geprüft zu haben. In den Händen gewiegterer Kenner niederer Wirbelthierformen und vielleicht auch bei Wirbellosen wird sie gewiss zu erfreulichen Resultaten führen. Die Hornzähne sind es nicht allein, die bei Cyklostomen einen Verhornungsprozess eingehen. Am Schwanzsaum werden die oberflächlichen Epidermiszellen von einem Hornpanzer eingerahmt und auch an der Oberlippe sollen dergleichen Zellen vorkommen. Die Hornsubstanz würde sich hier von der Zellmembran aus bilden. An Zellen der Oberlippe der beiden Neunaugenarten habe ich indessen eine Reaktion nicht eintreten sehen.

Fische (Perlorgane).

Sehr hübsche Uebereinstimmung bietet die Verhornung der Perlorgane an der Kopfhaut von Idus melanotus dar. Trotz intensiver Färbung der Hornkegel kann man die den einzelnen Zellen entsprechenden Territorien gut von einander abgrenzen. Die Färbung ist keine diffuse, sondern erweist sich an kleinste Körnchen gebunden, zwischen denen manchmal eine centrale Lücke ausgespart erscheint, offenbar die Stelle des Kerns. Neben der Bestätigung der Körnchenstructur finden wir auch an Perlor-

ganen wieder die gesetzmässige Schichtung. Diejenige Zone, die die Färbung annimmt, setzt ganz unvermittelt und scharf ein, unmittelbar über den Stachelzellen, die ja gerade bei Fischen ausserordentlich deutlich ausgeprägt sind, während nach der Oberfläche zu die Färbung sich allmählich wieder verliert. Man wird kaum fehl gehen, auch hier die violette Zone als werdendes, die entfärbte als fertiges Horn zu deuten. Ganz an der Oberfläche sind dann wieder einige Zellen, an denen der Farbstoff zäher haftet, wie es an anderen Objekten uns auch schon aufgefallen ist.

Amphibien (Fig. 15).

Bei Amphibien kann uns Verschiedenes in Ansehung der Verhornung interessiren. Zwar behält unter dem Einfluss des Wasserlebens die Haut bei ihnen den Character der Schleimhaut, doch erfährt der Verhornungsprocess unter dem Einfluss des Landlebens eine Steigerung. Während des Wasserlebens der Laichzeit wäre sonach die Aussicht am geringsten, Zeichen der Verhornung zu finden, während im Herbst nach längerem Landleben oder während des Winterschlafs im Trocknen diese Aussichten wüchsen. Die Hornzähne der Anurenlarven, zum Beispiel bei Kaulquappen, habe ich schon erwähnt. Aber in dritter Linie wäre es von Interesse, sich einmal die Hautsinnesorgane auf Verhornung anzusehen. Nach Maurer's[1]) Darstellung bestehen diese aus Sinnes-, Stütz- und Deckzellen, von denen die beiden letzteren verhornen und dadurch während des Landaufenthaltes für die zarten Sinneszellen eine wichtige Schutzvorrichtung bilden. Von Amphibien habe ich nun Triton cristatus und helveticus untersuchen können, bei letzteren aber keine oberflächliche Färbung bekommen können, sondern nur Anhäufungen feiner Granula in den Zellen der Hautdrüsen, was ich nicht hoch anschlage. Bei cristatus sah ich nun allerdings eine nicht ganz continuirliche oberflächliche Schicht den Farbstoff intensiv annehmen, da und dort auch körnig. Das blaue Band entspricht auch immer der obersten Lage platter Zellen. An den Mündungen der Hautdrüsen geht die Färbung der Wand des Porus entlang und zwar ist sie

1) Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895, und frühere Arbeiten im morpholog. Jahrbuch.

hier deutlich an feinste Körnchen gebunden (Fig. 15). Meine Vermuthung, es möchte Cristatus ein Herbstthier, Helveticus ein Frühjahrsthier sein, hat sich nicht bestätigt, da sich beide als Frühjahrsthiere herausstellten; so kann ich mir den Unterschied zwischen beiden nur mit verschiedenen Häutungsphasen erklären und zwar so, dass Helveticus unmittelbar vorher die Häutung überstanden, während Cristatus sie etwas längere Zeit schon hinter sich hatte. Es wäre also mit genauer Auswahl des Materials dieser Frage noch einmal Beachtung zu schenken. Auch die kleinen Hautwarzen von Helveticus und Täniatus wären der Untersuchung werth, weil sie nur während des Hochzeitkleides bestehen und sich während des Landlebens rasch zurückbilden, also eine Hornbildung darstellten, die umgekehrt wie die vorher erwähnten, dem Wasserleben eigenthümlich wäre. Ein Beweis für viele, wenn es eines solchen noch bedarf, dass Verhornung von Vertrocknung unabhängig ist. An den Sinnesorganen, die mir zu Gesicht kamen, habe ich die Reaction nicht auftreten sehen.

Reptilien (Fig. 16 u. 17).

Die Untersuchung von Reptilien verhiess aus verschiedenen Gründen Erfolg. Man konnte im Gegensatz zu den Amphibien auf das Verhalten verhornter Oberhaut gespannt sein bei völlig lufttrockener Beschaffenheit derselben. Dann aber sind spezielle Horngebilde bekannt und z. B. die sogenannten Schenkelporen der Eidechsen schon von Leydig als solche gedeutet. Ich konnte Hatteria, Lacerta, Anguis fragilis, Tropidonotus natrix und Crocodilus untersuchen, alle mit positivem Erfolg mit Ausnahme des letzten, woran wahrscheinlich die Conservierung Schuld trug. Nach dem, was ich bei Krokodil sah, glaube ich, dass an gut conservirter Haut auch da bessere Färbungen sich werden erzielen lassen. Die Befunde an der Reptilienhaut fügen sich durchaus in den allgemeinen Rahmen, gewinnen aber besonderes Interesse durch die schichtenmässige Anordnung mehrerer Epidermisgenerationen. Bei Hatteria finde ich über der Pigmentzellenlage der subepidermoidalen Schicht ein bis zwei Lagen annähernd kubischer Epidermiszellen und nun gleich das verhornte mit scharfem Rand sich absetzende Stratum corneum von tief violetter Farbe. Diese Hornschicht ist scheinbar so diffus gefärbt, dass es zunächst nicht gelingt,

Einzelheiten zu unterscheiden. Es entspricht dies Verhalten durchaus der Maurer'schen Schilderung einheitlicher, mechanisch nicht in ihre Formelemente zerlegbarer fester Hornlamellen. Das Oberhäutchen dieser Hornschicht liegt als glashelles ungefärbtes Rändchen über dem violetten Band. An günstigen Stellen kann man aber doch die so oft erwähnten feinsten violetten Granula auch hier nachweisen, trotzdem dass auf den ersten Blick die Hornschicht eher diffus gefärbt zu sein scheint. Die Hauptsache aber ist, dass über dieser untersten Epidermisgeneration eine zweite obere gelagert ist, die sich eben ablösen will. Sie ist glänzend und fast homogen und nur andeutungsweise in feinere horizontale Lamellen getheilt. Nur ihre unteren tieferen Lamellen sind diffus violett gefärbt, aber nirgends auch nur annähernd so stark wie die Hornschicht der tiefern Generation. Etwas empfänglicher für den Farbstoff sind dann wieder die obersten Lamellen dieser obern Generation und es scheint mir, dass namentlich zwischen den hellen Lamellen scharfe violette Linien auftreten, sodass etwas wie eine parallele Kittleistenzeichnung zu Stande kommt; man wird sich erinnern, das analoge Verhältnisse an verschiedenen Objekten getroffen wurden. Die mächtigste Hornschicht finde ich ganz in Uebereinstimmung mit der Schilderung Maurer's, an die ich mich hier wie überall in diesem Kapitel hauptsächlich anlehne, an der Oberfläche der nach hinten umgelegten sich dachziegelförmig deckenden Koriumpapillen. Das Ueberraschende und zugleich unsere Auffassung von der Wirkung der Färbung Bestätigende liegt aber darin, dass nicht die eben verlorengehende, vollständig verhornte, oberflächliche Epidermisgeneration den Farbstoff intensiv bindet, sondern die nachrückende, eben erst in Verhornung begriffene Generation. Die Schichtung nach Generationen, die gerade die Reptilienhaut kennzeichnet, wird dadurch scharf hervorgehoben.

Was ich bei der Eidechse gesehen habe, stimmt im Ganzen mit den eben beschriebenen Befunden überein; auch da färbt sich die oberste in Ablösung begriffene Hornschicht mit sammt dem Oberhäutchen nicht mehr, während die untere Epidermisgeneration in Form feiner Lamellen den Farbstoff annimmt. Diese Lamellen blättern manchmal aus einander, nament-

lich scheint dies in den Zwischenräumen zwischen den Schuppen und an der Unterfläche der überhängenden Schuppentheile, sowie überhaupt in den von Schuppen überlagerten Abschnitten regelmässig zu geschehen. Ich muss mich mit dem Hinweis begnügen, dass auch hier die Untersuchung ausgedehnt werden müsste auf verschiedene Perioden der Häutung, z. B. vor und nach derselben und zwischen 2 Häutungen, sodann auf verschiedene Jahreszeiten, auf die reichlichere Schichtung von Epidermisgenerationen im Frühsommer, auf die spärlichere des Herbstes. Vielleicht verlohnte es sich auch, die sogenannten Schenkelporen der Eidechse, aus denen ein stumpfer Hornzapfen ragt, einmal auf ihre verschiedenen Hornstadien anzusehen. Bei dem mehr anregenden als abschliessenden und ausbauenden Charakter dieser Mittheilungen muss ich dies wie so vieles andere gründlicheren Kennern dieser Thierformen überlassen. Ich bin auf diesem Gebiet zu wenig heimisch.

Bei der Blindschleiche besteht ein wesentlicher Unterschied in der Reaktion zwischen der Oberfläche der Schuppen und ihrer Unterfläche. Ueber der subepidermoidalen knöchernen Schuppe folgt zunächst die Pigmentschicht und dann eine Schicht kubischer Epidermiszellen, dann eine intermediäre Schicht lockerer granulirter, flacher Zellen, dann endlich die Hornschicht mit Cuticula, die entweder ganz in diffuser Weise, oder nur in ihren oberflächlichen Parthien, oder endlich nur innerhalb der Cuticula reagirt, oder auch sich fleckig und unregelmässig färbt. Etwas gesetzmässiges ist hier schwer herauszulesen. Am besten kommt die Reaktion an den scharfen Rändern der Schuppen zur Geltung, wo die beiden blauen Streifen der Ober- und Unterfläche zusammenstossen und die spitzzulaufende ungefärbte Epidermisschicht zwischen sich klemmen. Viel exacter und prompter reagirt die Unterfläche und zwar hauptsächlich die Umbiegungsstelle von dieser Unterfläche zu der wieder nach oben gewendeten von der Schuppe aber noch bedeckten Strecke (Fig. 17). Da liegen dem Rand entlang ganze Reihen kubischer Schollen, wie behauene Steine, die meisten gefärbt, manche ungefärbt. Die gefärbten zeigen aber deutliche Granulastructur.

Jedenfalls kommt es in den Buchten unter den Schuppen nicht zu so einheitlicher und compakter Hornschicht wie auf den Schuppen, sondern zu mehr abgetheilten Brocken und

Schollen, die nach ihrer Grösse und Gestalt zu urtheilen wohl den einzelnen Zellen entsprechen. Natürlich müssen diese Schollen doch einen continuirlichen Zusammenhang haben, da doch bei der Häutung der ganze Hornüberzug als Ganzes abgeht. Im allgemeinen liegen die gefärbten Schollen tiefer als die ungefärbten, ausnahmsweise dagegen auch einmal ungefärbte zwischen blauen (Fig. 17), und man wird wohl auch daraus den Schluss ziehen dürfen, dass die gefärbten das werdende Horn, die ungefärbten das gewordene darstellen. In dieser Hinsicht und in Ansehung der Granulastructur der gefärbten Zellbrocken brächte also auch dies Objekt eine Bestätigung unserer allgemeinen Annahme einer gesetzmässigen Elektion des Farbstoffes. Merkwürdige und doch grundsätzlich ganz übereinstimmende Verhältnisse bietet die Ringelnatter (Fig. 16). Auch da ein grosser Unterschied zwischen der Hornschicht auf den Schuppen und der unter oder zwischen denselben. Die oberste Generation reagirt nicht, nicht mehr, darf ich jetzt wohl sagen, oder höchstens noch in einzelnen kittleistenartigen Zeichnungen. Sehr gut hingegen hat sich die untere Generation in ihrer Hornschicht gefärbt und dadurch zugleich auch eine Granulastructur verrathen. Die Art, wie sie reagirt, ist freilich recht verschieden, an einer Stelle mehr gleichmässig und diffus eine Strecke weit, an einer anderen Strecke in Form scholliger und klumpiger vieleckiger Bildungen. Diese beiden Arten der Reaktion sind abhängig von der Gestalt der Schuppe. Die Schuppen haben schildähnliche Gestalt, unter dem Schildbuckel finden sich die einzelnen verhornenden Schollen, unter dem Schildrand die gleichmässige Art der Verhornung. In den Buchten zwischen den Schuppen ist die Oberfläche fein gekräuselt und die oberste Hornschicht wie in feinen Guirlanden abgehoben. Sie ist nicht, beziehungsweise nicht mehr gefärbt, darunter kommt aber ein violettes Stratum mit unregelmässigen und etwas gröberen Körnern als sonst. Das oberflächliche sich nicht mehr färbende Stratum auf, unter und zwischen den Schuppen färbt sich nach der Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode hellgelb, wie das auch an andern Objekten stets gesehen worden ist. Maurer beschreibt intraepidermoidale Cavernen, gefüllt von Zellen mit Fetttröpfchen, die aus dem Stratum intermedium hervorgegangen sind und be-

kleidet von abgeplatteten verhornten Zellen. Es wäre dies eine Art von Excretbildung in der Epidermis und die Körnchen würden den letzten abschliessenden Hornzustand nicht erreichen, sondern das Ende ihrer Umbildung im körnchenhaltigen Zustand finden. Also Fettbildung und Hornbildung neben einander. Es wäre darauf zu achten, ob die Methode hier eine Trennung ermöglichte. In meinem Objekt habe ich die Cavernen nicht gefunden.

Vögel (Federn) Fig. 3—6).

Bei Vögeln war ich weniger auf die Resultate gespannt, die sich an der Haut gewinnen liessen, als auf die an Federn und am Muskelmagen. Die Haut ist ja sehr einfach gebaut. Durch den gänzlichen Mangel an Drüsen erleidet sie auch keine Complicationen an Ausführungsgängen, wie wir es etwa an Schweissgängen des Menschen, an Hautdrüsenporen der Amphibien gesehen haben; höchstens wäre etwa die Bürzeldrüse einmal darauf zu untersuchen, was ich nicht gethan habe. Indessen dienen die Befunde an der Vogelhaut — ich untersuchte die Brusthaut der Taube — zur willkommenen Bestätigung. Die Hornschicht ist aus losen, dünnen Blättern zusammengesetzt, deren oberflächliche, abschilfernde farblos, deren tiefere violett gefärbt sind.

Beim frisch ausgeschlüpften Hühnchen sind die Federanlagen dankbare Objekte; an tieferen Stellen der Feder färbt sich ein scharf begrenzter Ring, der der äusseren Schicht der Federscheide entspricht; an tiefsten Stellen der Papille fehlt aber dieser noch, obschon man bereits Papille, Scheide und Follikel unterscheiden kann. Dann taucht zwischen Scheide und Follikel allmählich dieser blaue Ring auf, deutlich der Scheide angehörig. Manche Querschnitte liegen offenbar etwas schräg, sodass man dann nur einen Dritttheil oder die Hälfte der Circumferenz gefärbt, den Rest dagegen von platten schüppchenförmigen Zellen ergänzt sieht, zum Beweis, wie scharf von einem bestimmten Niveau an jenes Stadium beginnt, das der Reaktion willfährig ist (Fig. 3). Es gelingt sogar an dieser Stelle, durch leichtes Heben und Senken des Tubus mit der Mikrometerschraube auch diese feine blaue Sichel zum Verschwinden zu bringen; es müssen also innerhalb der Schnittdicke nicht reagirende und reagirende Ebenen sein, gewiss ein Beweis für recht scharfe Begrenzung.

Auf den blauen Ring folgt nach aussen nochmals eine Schicht epithelialer Zellen, die Federwurzelscheide, und erst auf diese die bindegewebige Federbalgscheide. Nach oben wird der blaue Ring breiter und mehr und mehr nimmt im Zusammenhang damit die Federwurzelscheide, die ja oben in die Epidermis übergeht, aber auch die innere Schicht der Federscheide an Dicke ab. Bekanntlich besitzt die epitheliale Federwurzelscheide auch eine Hornschicht und zwar nach innen von der basalen Zellenlage und es entsteht nun die Frage, ob dieses Stratum corneum, das doch dem der Oberhaut entspricht, nicht auch an der Reaktion sich betheilige. Dem ist aber nicht so, denn an höher gelegenen Querschnitten kann man die sogenannte Federtasche, das heisst den feinen Spaltraum zwischen der Hornschicht der Federwurzelscheide und der äussern Schicht der Federscheide, den Maurer als Homologon einer vertieften Schuppentasche auffasst, den violetten Ring nach aussen begrenzen sehen. Also nur nach innen grenzt die Federtasche an violette Streifen, nach aussen nicht. Recht eigenthümlich und wie mir scheint für eingehendere Studien an der Feder bedeutungsvoll ist das Verhalten zuerst der Längsleisten, dann der Strahlen, die sich aus jenen entwickeln. Sie alle sind violett eingerahmt, so dass den fertigen Strahl ein violetter kreisförmiger oder ovaler Saum umgibt. Diese Säume grenzen nun nach innen nicht unmittelbar an die Pulpa an, sondern sind von ihr durch Arkaden platter Zellen, offenbar der ehemaligen Cylinderzellenlage (nach Davies[1]) getrennt (Fig. 6). Auch nach aussen grenzen diese violetten Einzelringe der Strahlen nicht etwa an die reagirende Hornscheide an, oder verschmelzen gar mit ihr, sondern mehr und mehr macht sich dazwischen eine feine Spalte bemerkbar. Dadurch werden gewissermaassen die 2 Epidermisgenerationen von einander getrennt, deren äussere eben die Federscheide bildet und als solche abgeworfen wird, während die tiefere zu Schaft und Fahne wird. Der Nachweis, dass diese Scheide zuerst verhornt, scheint mir deshalb bedeutungsvoll, weil damit geradezu demonstrativ dargethan wird, wie durch diese starre Hornhülse die weicheren inneren Zellenlagen zu Faltenbildungen gezwungen werden, wodurch die epithelialen Zellmassen in Längsleisten in die Papille vorspringen und woraus später die

1) Davies, Morpholog. Jahrbuch XV.

Strahlen entstehen. Für diese ganze Auffassung von der Bildung zweier Epidermisgenerationen, einer abortiven und einer bleibenden und der Aehnlichkeit mit der Reptilienhäutung gibt die Methode durch isolirte Färbung der Hornscheide eine gute Bestätigung an die Hand. Sie ist auch ein gutes Mittel um den bilateralsymmetrischen Bau der Feder (Fig. 4, 5, 6) zu zeigen, der bekanntlich zum Beweis der Homologie mit der Reptilienschuppe und der Verschiedenheit vom radiär-symmetrischen Bau des Haares verwendet worden ist. Wenn in den Strahlen das Mark entsteht, so färben sich die Scheidewände zwischen den Zellen und es erscheint dann eine hübsche violette Wabenzeichnung.

Muskelmagen der Vögel.

Als Hornbildung wird auch der Belag der Muskelmagen körnerfressender Vögel betrachtet und es ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass es eine Art Cuticularbildung sei, die aus dem Sekret der Magendrüsen entstehe. Es ist nun allerdings die Reaction geeignet, diese Ansicht zu unterstützen, denn abgesehen von der intensiven violetten Farbe, die der ganze innere Hornbelag annimmt, kann man blaue Fortsätze, manchmal ganz feine Fädchen bis in das Lumen der Magendrüsen hinein verfolgen. An diesem Objekt habe ich nun Granularstruktur nicht deutlich nachweisen können. Die Hornmasse macht eher einen glasig-homogenen Eindruck. Dieser Mangel eines organischen Baues der Hornmembran hat auch die Vermuthung erweckt, es möchte sich um eine Art von Chitinabscheidung handeln. Jedenfalls sieht sie mehr aus wie ein erstarrtes Sekret.

Einen ganz anderen Eindruck machen die Hornplatten im Magen von Echidna. Bekanntlich sind bei Vertretern von Monotremen, Marsupialia und Edentaten die Zähne verkümmert, sodass dem Magen die Aufgabe der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung zufällt. Er wird dadurch zum Kauorgan. Posner erwähnt als Beispiele solcher Mägen Echidna, Halmaturus, Bradypus und Manis. Ich untersuchte nur Echidna und fand ein Aussehen, das viel eher an äussere Haut mit Hornbildung erinnerte als der Vogelmagen. Eine ungeheure Anzahl von Lamellen plattgedrückter und abgeflachter Epithelzellen ist aufgeschichtet, und innerhalb dieser gewaltigen Masse färben sich nun einzelne Zellen, grössere und kleine Gruppen und Conglomerate solcher. Die Zellen

zeigen sich öfter von der Fläche, sind flach und vieleckig und erinnern sehr lebhaft an die Hornschuppen der Epidermis. In ihnen wird auch durch die Färbung eine feine Granulastruktur oder Gitter- und Netzzeichnung sichtbar, im Gegensatz zu der homogenen Hornmasse des Vogelmagens. Ich will diesen Befund nicht verwenden zum Beweis, dass auch Schleimhäute entodermalen Ursprungs gelegentlich verhornen können. Posner selbst hat auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, dass bei differenzirten Abschnitten des Vorderdarms es sich um Mitbetheiligung des Ektoderms handeln könnte. Ich will auch der Versuchung widerstehen, auf die Frage einzugehen, ob die Verhornung eine specifische und ausschliessliche Eigenschaft des Hornblattes sei, das ja allerdings diesem Vermögen den Namen verdankt, oder ob sich auch meso- und entodermale Gebilde zur Hornbildung gewöhnen können. Zur Entscheidung dieser Frage sind die embryologischen Grundlagen zu unsicher und schwankend. Für die Pathologie, insbesondere die Lehre von der Metaplasie, Neubildung und Metastase hat das Thema die grösste Wichtigkeit. Das habe ich unlängst auseinandergesetzt und komme demnächst darauf zurück.

Schleimhäute (Fig. 18).

An Schleimhäuten habe ich die Reaction bis jetzt nur da gefunden, wo eine ektodermale Abstammung sicher oder wahrscheinlich ist, abgesehen von der eben berührten Frage der Abkunft der Hornmägen. Am harten Gaumen des Hundes fand ich einen scharf abgesetzten violetten Saum mit prägnanter Körnchenstruktur, aber, wie gewöhnlich bei Schleimhäuten, ohne oberflächliche, völlig verhornte, nicht mehr reagirende Schicht, mit andern Worten, es findet sich hier blos werdende Hornsubstanz. Dann sind die Papillen, namentlich die Spitzen der fadenförmigen auf der menschlichen Zunge, mit einer Hornkappe überzogen, die prompt reagirt. Negative Resultate hatte ich mit den Schleimhäuten der Bronchien, des Oesophagus, trotzdem das Oesophagusepithel oft durch seine aufgeblähte Beschaffenheit und gelblichen Säume den Eindruck der Verhornung erweckt, ferner mit Magen-, Darm-, Uterus-, Nierenbecken-, Ureter-, Blasen-, Gallenblasen- und endlich Vaginalschleimhaut, auch wenn letztere von älteren Personen stammte und stark abgeflachtes Epithel trug. Alle die erwähnten Objekte

wurden nicht ein Mal, sondern oftmals und bei den verschiedensten Individuen und in den verschiedensten Altersstufen des intra- und extrauterinen Lebens, und endlich innerhalb eines gewissen Rahmens bei Mensch und Thier untersucht.

Thymus.

Noch habe ich die Thymus zu erwähnen, bei der ich einen eigenthümlichen Befund erheben konnte. Die Hassal'schen Körperchen reagiren scharf, bald in ihrer ganzen Ausdehnung, bald nur mit einzelnen Schalen und Schuppen ihres zwiebelähnlichen Baues. Es kann vorkommen, dass von dem ganzen Gebilde nur 1 und 2 Schuppen violett bleiben, aber diese dann haarscharf, durchaus nicht wie zufällig. Die Bilder erinnern oft an das Verhalten der Cancroidperlen, worauf ich bei anderer Gelegenheit und an anderem Orte nächstens zurückkommen werde. Die Thymus wird im Allgemeinen als eine entodermale Bildung angesehen (Kölliker und Andere). Sie soll aus der Schlundspalte hervorgehen. Nach Kastschenko ist nun aber bei jeder Schlundspalte eine epidermoidale und eine epitheliale Tasche zu unterscheiden, ferner sind 3 Theile der Thymusanlage nach ihrer Herkunft auseinander zu halten. Aus einem ausschliesslich epidermoidalen Knoten, der aus dem Ductus praecervicalis ausgewachsen ist, entstünde die Thymus superficialis. Das Caput setzte sich aus epidermoidalen und epithelialen (in diesem Sinne entodermalen) Bestandtheilen zusammen und ein 3. Theil wäre ausschliesslich epithelial (entodermal). Ein Epithelknoten ist medianwärts mit dem Nodulus thymicus verwachsen und lateralwärts in Verbindung mit der Epidermis vermittelst des Ductus praecervicalis. Die 2. Schlundspalte wird annähernd in der Mitte getrennt, die epitheliale Tasche bleibt in Verbindung mit dem Schlund, die epidermoidale Tasche verleibt sich der epidermoidalen Anlage der Thymus ein. Neben der 3. epithelialen Tasche, die den Haupttheil bildet, nimmt die 4. epidermoidale Tasche (Fundus praecervicalis) noch an der Bildung der Thymus Antheil. Also mannigfaltige ektodermale Beziehungen. Darf nun vielleicht die positive Reaction der Hassal'schen Körper, die ja unbestritten als Reste der ursprünglichen epithelialen Anlage inmitten des lymphadenoid gewordenen Organs gelten, zu Gunsten der Ansicht Kastschenko's verwerthet werden? Da stossen wir wieder

auf die erst zu erledigende Vorfrage, ob nur das Hornblatt Horn zu bilden vermöge oder nicht. Wird die Frage bejaht, so müsste dann wohl auch Kastschenko's Ansicht durch unseren Befund unterstützt werden.

Es sind nun noch einige Punkte zu erwähnen, die der Specifität und Ausschliesslichkeit der Methode Eintrag thun. Es gibt eine Reihe von Gewebselementen, die sich gelegentlich auch nach Gram tingiren, sie sind aber fast ohne Belang. So färben sich seröse Häute, namentlich die Leberkapsel oft mit. Ich habe sie aber in Carbolxylol oder in saurem Alkohol (nach der Art des Günther'schen Verfahrens) entfärben können. Dann färbt sich embryonaler Knorpel hell-lila, ausgebildeter intensiver. Eine Verwechslung mit Knorpel ist mir undenkbar. An Herzklappen färben sich manchmal einzelne Streifen, ferner subendocardial gelegene Herzmuskelfasern, in der Lunge etwa einmal ein interalveoläres Septum. Doch alle diese Dinge trotzen einer eingreifenderen Entfärbung mit saurem Alkohol nicht auf die Dauer, während die Hornfärbung sehr solid und hartnäckig ist. Ich habe die Gram'sche Methode so modifizirt, dass ich statt Jod-Jodkalilösung, Chlorwasser und Bromwasser wählte. Selbst bei so eingreifender Differenzirung blieb Horn gefärbt, hatte allerdings im Bromwasser die Neigung, sich zum Theil zu entfärben. Hyaline glasige Kugeln in Lymphdrüsen, gelegentlich auch in andern Organen, die sich nach Gram färben, habe ich jüngst schon erwähnt. Ihre Bedeutung ist mir nicht völlig klar. Dann färben sich die bekannten zackigen, wie krystallinisch aussehenden Hämoglobinschollen, die in Alkoholpräparaten blutreicher Organe (Milz, Stauungsleber etc.) gefunden werden, recht intensiv nach Gram. Doch werden sie kaum je störend in Betracht kommen. Diese Andeutungen und die Eigenschaft der Gram'schen Methode als Bakterienfärbung werden mich wohl vor dem Verdacht schützen, als fasste ich die Methode als eine specifische histo-chemische Reaktion auf, wie man sich wohl früher die Wirkung der Methoden erklären zu müssen glaubte.

Negative Resultate halte ich im Gebiet des Centralnervensystems für die Frage des Neurokeratins nicht ganz unwichtig. Die Krystalllinse des Auges, obwohl ein ektodermales Ge-

1) Nebenbei sei auch die Färbung der Köpfe der Spermatozoen und der Umrisse der Psorospermien der Kaninchen erwähnt.

bilde, reagirt nicht, weder im embryonalen noch im spätern Leben, ja nicht einmal, was ich hier vorwegnehme, im kataraktösen Zustand. Obwohl die meisten alten und neuern Sprachen die „Hornhaut“ nach ihrer äusserlichen Aehnlichkeit mit Horn benennen, gibt sie niemals die Reaktion, was mich allerdings an einem so ausschliesslich mesodermalen Gebilde nicht Wunder nimmt. An Zähnen von Rinder-Embryonen fand ich keine Reaktion. Organe, die ich hier nicht eigens anführe, boten negative Befunde dar.

Es ist selbstverständlich, dass der Methode auf normalem und pathologischem Gebiet ein grosses Feld übrig bleibt. Mein Zweck ist bloss, sie einzubürgern. Nur um anzudeuten, inwiefern Histologen und Zoologen sich noch für sie interessiren können, erwähne ich noch einige Horngebilde (v. Kölliker), die ich nicht untersucht habe: Krallen der Vögel und anderer Thiere, Hörner des Wilds und der Wiederkäuer, Stacheln, Platten und Schilder (Schildkröten), Schwielen (an Greiforganen), Borsten, Penisstacheln, Klappern (Klapperschlange), Schnäbel der Vögel, Hornscheiden der Kiefer bei Schildkröten und Ornithorhynchus, Walfischbarten, Zungenstacheln und Platten der Vögel, Säuger und mancher Amphibien, Stacheln der Speiseröhre von Schildkröten. In allen diesen Gebilden, sagt Kölliker, sind, jedoch oft nur mit Hilfe von kaust. Alkalien, Hornplättchen dieser oder jener Art, wie in den Horngebilden der Menschen zu erkennen. Jedenfalls scheint mir eine Methode, die Hornanfänge nachweist, nicht überflüssig. Dann wären noch die Mägen von Halmaturus, Bradypus und Manis zu untersuchen und auch einmal nachzusehen, wie sich Chitin verhält.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII u. XXXIV.

Fig. 1. Flachschnitt durch den Zeigefinger eines menschlichen Embryo im Anfang des 4. Monats.

a) Abschilfernde, verhornte Epidermiszellen des Nagelsaumes, zum Theil ohne Kerne, zum Theil mit geschrumpften kleinen Kernen.

b) Der eigentliche Nagelsaum, in seiner hufeisenförmigen Gestalt vom Schnitt in seiner Ebene getroffen. Die Zellen erscheinen von der Fläche gesehen als verhornende Schuppen in einander gefügt. In ihrem Innern eine ganz feine Körnchenstructur, die erst durch die Färbung deutlich wird.

c) Bereits Andeutung der longitudinalen Leistchen des Nagelbettes.

d) Keratohyalin-ähnliche Körner von ungleicher Grösse, die sich nach Gram färben.

Vergrösserung: Zeiss A. Oc. 2.

Fig. 2. Verticaler Längsschnitt in der Achse der Phalangalknochen durch die grosse Zehe desselben menschlichen Embryos wie Fig. 1.

a) Feinste oberste Lamelle der Nagelanlage mit ihrer positiven Reaction auf die Gram'sche Methode. Der Nagelfalz ist schon angedeutet in Form einer epithelialen Einkerbung, doch ist der Nagel noch nicht in den Falz getreten.

b) Das sogenannte Sohlenhorn, der Rest des volaren Antheils der Nagelanlage, das beim Menschen zum Nagelsaum verkümmert, zeigt gemäss seiner Bestimmung, sich an der Nagelbildung zu betheiligen, Hornreaction. Fig. 1 und 2 illustriren die erste Hornbildung, die im menschlichen Körper vorkommt und wohl auch in der frühesten Periode.

Vergrösserung a. 2, Ocul. 2.

Fig. 3—6. Verschiedene Entwicklungsstadien und verschiedene Höhen von Federanlagen beim frisch ausgeschlüpften Hühnchen. Die Buchstabenbezeichnungen sind gemeinsam:

a) Papille.

b) Cylinderzellenlage (Fig. 3) später und weiter oben abgeflacht, schliesslich arkadenförmig die einzelnen Strahlen nach innen umsäumend und von der Papille abgrenzend.

c) Aeussere Schicht der Federscheide, an der die ersten Anzeichen der Verhornung sichtbar sind (Fig. 3), endlich zur starren Hornscheide entwickelt, die als fester Ring die eingeschlossenen Epithelmassen zur Längsfaltung zwingt (Bildung der Längsleisten und Strahlen), die später die Strahlen einscheidet und der jugendlichen Feder das haarähnliche Aussehen verleiht, bis sie abgeworfen wird als abortive Epidermisgeneration (Aehnlichkeit mit der Reptilienhäutung).

d) (Aeussere) Federwurzelscheide, äussere Begrenzung der Federtasche, Fortsetzung der Hornschicht der Oberhaut.

e) Bindegewebige Federbalgscheide.

f) Glatte Muskelfasern (M. arrectores pennarum) tangential an den bindewebigen Federbalg herantretend.

g) Bildung der Längsleisten, später der Strahlen, an deren Anordnung deutlich der bilateral-symmetrische Bau der Feder im Gegensatz zum radiär-symmetrischen des Haars hervortritt, und in denen eine Körnchen- und Granular-Structur sichtbar wird. Vergrösserung A. compens Oc. 8.

Fig. 7—11. Verschiedene Entwicklungsstufen und Schnitthöhen des menschlichen Haars. Vergrösserung: Zeiss A. Ocul. 2; A. Comp. Oc. 8; D. Oc. 2 (Fig. 9); Apochromat. 8, Comp. Oc. 8 (Fig. 11).

Die gemeinsamen Buchstabenbezeichnungen bedeuten:

a) Das eigentliche Haar, unten als Zwiebel, oben als längliche Zellen, die auf dem Querschnitt rundlich erscheinen und zwischen denen durch die Färbung feinste Fäserchen sichtbar werden, als Pünktchen auf reinen Querschnitten, als Strichelchen auf etwas schrägen Schnitten (Fig. 8 und mit stärkerer Vergrösserung Fig. 9). Wahrscheinlich die ersten nachweisbaren Anfänge der spätern Hornfibrillen des eigentlichen Haars (in Fig. 10 u. 11). In Fig. 10 fertige Verhornung des Haars, keine Reaction mehr auf die Färbung.

b) Oberhäutchen (Cuticula) des eigentlichen Haars, anfänglich 1—2fache Lage flacher schalenförmiger Zellen (Fig. 7), zwischen denen dann die Hornfärbung eine Kittleistenzeichnung aufdeckt (Fig. 8). Endlich wird die Cuticula zum völlig verhornten, kern- und structurlosen, glasigen homogenen Ring (Fig. 10). Gelbfärbung wahrscheinlich Jodwirkung. In Fig. 11 feine concentrische Streifung.

c) Innere Wurzelscheide, in der am frühesten Horngranula nachweisbar sind (Fig. 7). Allmählich Scheidung in Huxley'sche und Henle'sche Schicht (Fig. 8, 9, 10, 11). Ueberhandnehmen und Grösserwerden der Körner in der Huxley'schen Schicht (Fig. 8, 9). Deposition der feinsten Horngranula in der Henle'schen Schicht (c_1), in einem gewissen Stadium ausschliesslich Färbung der Henle'schen Schicht (c_1), deren „homogene, glasige structurlose" Schollen sich mittelst der Färbung in feinste Granulamassen auflösen lassen (Fig. 10 u. 11).

d) Aeussere Wurzelscheide, Fortsetzung der Oberhaut, dennoch ohne Verhornungserscheinungen.

e) Bindegewebiger Haarbalg.

Fig. 9. Stellt ein ähnliches Stadium wie Fig. 8 in stärkerer Vergrösserung dar und schliesst in der Peripherie mit der Henle-schen Schicht ab.

Fig. 11 ist der untere Sector der Fig. 10 in stärkerer Vergrösserung, umfasst eigentliches Haar, Cuticula, Huxley'sche und Henlesche Schicht. Die Figur ist nur zur besseren Raumeintheilung umgedreht. Vergrösserung: Apochromat 8, Compens. oc. 8.

Fig. 12. Longitudinaler Schnitt durch den Nagelfalz eines menschlichen Embryos am Anfang des 6. Monats, zur Vergleichung mit dem Zustand 2 Monate früher (Fig. 2).

Der Nagelfalz a hat einen Theil des Nagels b aufgenommen, das spitzzulaufende Ende des Nagels ist von keratohyalinähnlichen Körnern umgeben, die aber Gram'sche Methode annehmen. Die dachziegelförmige lamelläre Structur des Nagels wird durch die Färbung äusserst prägnant. Bei b Auffaserung der Lamellen. Bei c möglicherweise ein Rest des eben verloren gegangenen (abgestossenen) Eponychiums (?).

Späterhin färben sich die oberflächlichen Nagelparthien nicht mehr, nur noch die tieferen. Im Gegensatz zu Fig. 2 nun schon allgemeine Verhornung der Oberhaut.

Vergrössserung: A. Oc. 2.

Fig. 13. Schnitt durch die Lippe von Petromyzon Planeri mit der Anlage eines Hornzähnchens.

a) Epithelschicht mit schleimbildenden, fast becherähnlichen Zellen, am Lippenrand Papillen.

b) Anlage des Hornzähnchens mit scharfer Farbenreaction. Beweis für Verhornung in der Tiefe des Epithelzapfens, unabhängig von Einflüssen der Oberfläche. Feinste Körnchenstructur, erst durch die Färbung deutlich geworden.

Vergrösserung: A. oc. 2.

Fig. 14. Schnitt durch die Ränder zweier hinter einander liegenden Hornzähne von Petromyzon marinus.

a) Epithel der Mundhöhle, zum Theil aufgelockert und in der Abschilferung begriffen.

b) Hornsubstanz, mit starker Vergrösserung in schwarzbraune Körnchen aufzulösen.

c) Violette feinste Körnchen, ohne Färbung kaum sichtbar, bilden die Uebergangszone zwischen Epithel- und Hornsubstanz. Durch die Färbung wird somit die Zahnzone breiter als vorher. Zusammenhang der violetten und der braunschwarzen Körnchen fraglich.

b_1 und c_1 bezeichnen dieselben Elemente des Reservezahns.

d) Netzartig modificirte Epithelzellen zwischen beiden Zähnen. Diese Zwischenschicht zum Theil aufgelockert und rissig.

e) Keimschicht mit pallisadenförmiger Anordnung der Zellen. Vergrösserung A, Oc. 2.

Fig. 15. Schnitt durch eine Hautdrüse am Kamm von Triton cristatus.

a) Hautdrüse, von glatten Muskelfasern eingesäumt. Die Kernkörperchen der Drüsenepithelzellen haben den violetten Farbstoff auch behalten.

b) Ausführungsgang der Hautdrüse, dessen Wandungen von feinsten Hornkörnchen besetzt ist. An der Oberfläche zusammenhängende Hornschicht. Vergrösserung: A. Oc. 2.

Fig. 16. Schnitt durch den Rand einer Schuppe und die Hälfte des Zwischenraums zwischen 2 Schuppen von Tropidonotus natrix.

a) Oberste (erste) Epidermisgeneration, gänzlich verhornt, zur Häutung bereit, nicht mehr auf die Methode reagirend, im Zwischenraum in Form von zierlichen Guirlanden abgehoben.

b) Untere (zweite) Epidermisgeneration, im Stadium beginnender Verhornung, daher reagirend. Bestätigung der allgemeinen Regel, dass die Gram'sche Methode nicht fertiges, sondern werdendes, sich eben bildendes Horn färbt, was ihren diagnostischen Werth erhöht.

c) Oberfläche des Schuppenrandes.

d) Zwischenraum zweier Schuppen.

Vergrösserung: A. Oc. 2.

Fig. 17. Schnitt durch den Schuppenrand von Anguis fragilis.

a) Oberfläche der obern, dachziegelförmig die untere überragende Schuppe. Ziemlich continuirliche Verhornung. Nur eine Epidermisgeneration, keine oberflächliche, vollständig verhornte. Im Gegensatz zu Fig. 16 offenbar unmittelbar nach einer Häutung.

b) Gedeckter Raum unter der Schuppe.

c) Abgestossene aber liegen bleibende verhornende (blaue) und verhornte (ungefärbte) Epidermisschollen. Deutliche Granulastructur in den gefärbten.

d) Knöcherne Grundlage der untern Schuppe.

Vergrösserung: A. Comp. Oc. 8.

Fig. 18. Frontalschnitt durch den Naseneingang eines Hundeembryo von ca. 8—10 cm Länge.

a) Naseneingang. Uebergang von äusserer Haut in Schleimhaut. Continuirlicher verhornender Ueberzug der äusseren Haut, darunter Körnchen. An der Schleimhaut Granulabildung mit positiver Reaction, nur an einer Stelle (bei g) etwas continuirliche Verhornung.

b) Verhornte ungefärbte, abschilfernde Lamellen.

c) Verhornende Epithelschüppchen, gefaltet und zerknittert und abgelöst, in grösseren Haufen sich ansammelnd.

d) Durchschnitt durch das vorderste Ende der Muschel.

e) Knorpelige Nasenscheidewand.

f) Nasenknorpel.

Der Schnitt illustrirt ein sehr frühes Stadium von Schleimhautverhornung im Beginn und ferner innerhalb derselben Zeitabschnitte Verhornungszustände der äusseren und der Schleimhaut nebeneinander.

Vergrösserung: Zeiss A. 2 Comp. Oc. 8.

Die Angaben der Vergrösserungen sind insofern nicht ganz exact, als in den einzelnen Fällen zum Zweck der Raumeintheilung auf den Tafeln die Länge des Tubus und die Höhe der Projectionsebene modificirt wurden.

Die Nervenelemente im Kleinhirne der Vögel und Säugethiere.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Universität St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXXV und XXXVI.

In einem der letzten Bände des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ findet sich eine kurze Bemerkung von Semi Meyer[1]) über die Möglichkeit, bei Säugethieren durch subcutane Injection einer einprocentigen Lösung von Methylenblau die Elemente des Centralnervensystems zu färben. Durch die genannte Methode gelang es S. Meyer in der Rinde des Kleinhirnes die Purkinje'schen Zellen, die grossen Körner- oder Golgi'schen Zellen und einen Theil der Korbzellen zu färben, während es ihm nicht gelang, eine Färbung der kleinen Körnerzellen, der Rindenzellen und der im Kleinhirne endigenden Nervenfasern mit vollem Erfolge zu erzielen. Die Mittheilung S. Meyer's hat für mich ein grosses Interesse, weil es mir schon vor einigen Jahren gelang, mit Hülfe meiner Methode bei niederen und höheren Wirbelthieren eine sehr vollständige Methylenblaufärbung der Nervenelemente in der Rinde des Grosshirnes, des Kleinhirnes und im Rückenmark zu erzielen, worüber ich seiner Zeit genauer berichten werde. Hier will ich mich bloss darauf beschränken, eine Beschreibung der Nervenelemente im Kleinhirne der Vögel (Taube, Eule etc.) und der Säugethiere (weisse Maus und Ratte) zu geben, soweit ihre Structur aus den nach meiner Methode gefärbten Präparaten kenntlich wird.

An Kleinhirnpräparaten gelang es Herrn stud. Kastorsky nach meiner Anweisung eine weit bessere und vollständigere Färbung der Nervenelemente zu erzielen, als wie sie nach Meyer's

1) Die subcutane Methylenblauinjection, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems von Säugethieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXXVI, 1895.

Angaben durch subcutane Injection von Methylenblau erreicht wird. Durch diese günstigen Resultate sind wir in der Lage, die Beobachtungen von Golgi[1]), R. y Cajal[2]), A. van Gehuchten[3]), Retzius[4]) und Kölliker[5]) bestätigen und neue, wie mir scheint, nicht uninteressante Beiträge liefern zu können. Die Färbung und Fixirung der Kleinhirnpräparate geschah folgendermaassen: Mit Hülfe eines scharfen, mit einer Lösung von Methylenblau angefeuchteten Rasiermessers wurden möglichst feine Schnitte aus dem Kleinhirne frisch getödteter Thiere angefertigt und auf einem Uhrschälchen oder Objectträger 40 Minuten bis eine Stunde lang mit $^1/_{10}$—$^1/_{16}$ % Lösung von Methylenblau behandelt. Darauf wurde das so gefärbte Präparat auf 1—2 Stunden in eine gesättigte, wässerige Lösung von picrinsaurem Ammon und schliesslich auf 1, 2 oder 3 Tage in eine Mischung von Glycerin und wässeriger Lösung von picrinsaurem Ammon zu gleichen Theilen übergeführt. Nach Ablauf dieser Zeit erfolgte

---

1) Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. 1886. Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripher. Nervensystems. Uebersetzt von Dr. Teuscher in Jena. 1895.

2) Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo y estructura de los centros nerviosos de las aves. Revista trimestral de Histologia. Nr. 1—2. 1888. — Sobre las fibras nerviosas de la capa granulosa del cerebelo. Revista trimestral de Histologia, Nr. 4, 1889. — Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet. Internationale Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. VI, 1889. — Sur les fibres nerveuses de la cousche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux. Internationale Monatschrift f. Anat. u. Phyliol., Bd. VIII, 1890. — A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques details nouveaux sur l'évolution des fibres cérébelleuses. Internationale Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. VII, 1890. — Neue Darstellung vom histol. Bau des Centralnervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtheilung, H. 1—2, 1893. — Apuntes para el estudio del Bulbo raquideo, cerebello, et origen etc. Trabajo leido ante la Sociedad Española de Historia natural el 6 de Febrero 1895.

3) La structure des centres nerveux: la moelle épinière et le cervelet. La Cellule, T. VI, 1890.

4) Die nervösen Elemente der Kleinhirnrinde. Biologische Untersuchungen, Folge III, 1892.

5) Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Das Kleinhirn. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLIX, 1890. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Aufl., Bd. II, 1893.

der definitive Einschluss auf dem Objectträger in der Mischung von Glycerin mit picrinsaurem Ammon, und die mikroskopische Untersuchung konnte beginnen. Durch diese Methode erhält man eine sehr vollständige und schöne Färbung der Purkinje'schen Zellen, aller Zellen der Molekularschicht, gewisser Zellen der Körnerschicht und schliesslich einiger Nervenfasern, welche in der Körnerschicht endigen.

Ich beginne bei der Beschreibung der Nervenelemente des Kleinhirnes mit der Schicht der Purkinje'schen Zellen (Fig. 1 *D* u. Fig. 3 *B*), hinsichtlich deren ich nur bestätigen kann, was bereits von den oben genannten Forschern mit Hülfe der Golgi-schen Methode und von S. Meyer mit seiner Methylenblaufärbung beobachtet wurde. Gewöhnlich färben sich, soweit ich bemerken konnte, die Purkinje'schen Zellen weit schwerer, als die anderen Zellen des Kleinhirnes, und an gelungenen Präparaten erweisen sich bei weitem nicht alle, sondern nur eine kleine Zahl dieser Zellen vollständig gefärbt. In diesen Fällen zeigte sich der Zellkörper zusammengesetzt aus einer durch Methylenblau schwach gefärbten Grundsubstanz mit mehr oder weniger stark gefärbten kleinen Körnchen oder Schollen von chromophiler Substanz; der intensiv gefärbte Kern war gegen den Zellkörper durch eine ganz ungefärbte oder nur schwach gefärbte Zone abgegrenzt. In einigen Fällen aber nahm der Kern entweder gar keine Farbe auf, oder färbte sich zusammen mit der peripheren Zone ebenso stark wie das Protoplasma, wodurch seine Contouren undeutlich wurden. Die Protoplasmafortsätze dieser Zellen nebst allen ihren Verzweigungen sind, wie S. Meyer richtig bemerkt, entweder glatt oder ein wenig varicös; nie gelang es mir, jene Dornen und Auswüchse zu sehen, welche den Protoplasmafortsätzen eine bedeutende Dicke verleihen und gewöhnlich bei Färbung des Kleinhirnes nach der Golgi'schen Methode hervortreten[1]).

1) Dass in Präparaten, die mit salpetersaurem Silber gefärbt sind, die Fortsätze der Nervenzellen sehr oft eine unnatürliche Dicke dadurch erhalten, dass sich auf ihnen Niederschläge von chromsaurem Silber bilden, darauf habe ich schon früher gelegentlich meiner Untersuchung über die Retina der Vögel hingewiesen. So z. B. sind die Endverzweigungen der centrifugalen Fasern, welche in der Retina endigen, in Methylenblaupräparaten niemals so dick, wie sie nach Bearbeitung mit der Golgi'schen Methode erscheinen.

Die dicken Protoplasmafortsätze hatten denselben Bau, wie die Zellen selbst, jedoch mit dem Unterschiede, dass man in ihnen nicht selten sehr feine Fibrillen bemerken konnte, die ihnen ein gestreiftes Aussehen gaben. Vom Axencylinderfortsatz färbte sich in der Regel nur eine kurze Strecke. Er beginnt am Zellkörper als ein langer Konus, und nur in seltenen Fällen gelang es, die von ihm abgehenden Collateralen zu sehen.

Die Molekularschicht (Fig. 1 *A* u. Fig. 2).

Alle zelligen Elemente dieser Schicht, d. h. die grossen (Korbzellen nach Kölliker), wie die kleinen (Rindenzellen), färben sich, man kann sagen, leichter, als alle übrigen Zellen der Kleinhirnrinde mit Methylenblau. Die genannten Zellen haben gewöhnlich eine rundliche, ovale, spindelförmige, sternförmige, oder dreieckige Gestalt, wobei ihr Körper so orientirt ist, dass ihre Längsdurchmesser mehr oder weniger parallel dem Querschnitt der Kleinhirnwindung gerichtet sind. Die Zellen, welche in der inneren Zone der Molekularschicht liegen, d. h. näher den Purkinje'schen Zellen, sind, wie schon R. y Cajal, A. van Gehuchten, Kölliker, Retzius und andere schreiben, etwas grösser als diejenigen, welche in der äusseren Zone der genannten Schicht liegen. Die Structur dieser Zellen ist fast dieselbe, wie bei den Purkinje'schen Zellen; bei sehr intensiver Färbung wird der ganze Zellkörper dunkelblau, und man kann in ihm nicht mehr deutlich die Körnchen und Schollen chromophiler Substanz erkennen. Die rundlichen oder ovalen Kerne haben, verglichen mit dem Volumen der Zelle selbst, eine ansehnliche Grösse. In einigen Zellen färben sie sich gar nicht, in anderen mehr oder weniger intensiv, und nur eine periphere Zone bleibt, wie bei allen Nervenzellen, schwach oder ungefärbt.

Die grossen Zellen (Korbzellen) (Fig. 1, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, und Fig. 3 *A*, *n*) besitzen eine meist unregelmässig eckige oder spindelförmige Gestalt und geben Protoplasma- und Nervenfortsätze ab. 2—3 Protoplasmafortsätze gehen von den Polen einer jeden Zelle nach verschiedenen Seiten auseinander. Nur zu Beginn in der Nähe der Zelle sind sie mehr oder weniger dick und verwandeln sich meist sehr bald in lange, feine, varicöse Fäden. In ihrem Verlaufe theilen sie sich mehrfach in äusserst feine sich weiter theilende Fädchen. Einige

Protoplasmafortsätze und die aus ihnen durch Theilung entstehenden Zweige ziehen radiär an die Peripherie der Kleinhirnrinde und zerfallen dort in eine Menge feinster Zweige; andere erreichen augenscheinlich die Peripherie selbst nicht und verzweigen sich in verschiedenen Niveaus der Molekularschicht. Endlich ziehen einige Fortsätze in senkrechter oder schräger Richtung zu der Schicht der Purkinje'schen Zellen und theilen sich fast im Niveau dieser Schicht in zahlreiche Endzweige. Ausserdem zieht sich häufig ein Protoplasmafortsatz solcher Zellen, die sich in der Nähe der Purkinje'schen Zellenschicht befinden, eine ziemlich weite Strecke parallel dieser Zellenschicht hin und gibt sowohl an sie, wie nach aussen feine Zweige ab. Die Endverzweigungen der in die Purkinje'sche Zellenschicht eindringenden Aestchen verflechten sich mit einander und bilden über den Purkinje'schen Zellen Geflechte (Fig. 1 *g*, *h*). Was den Axencylinderfortsatz betrifft (Fig. 1 *C*, *n* u. Fig. 3 *A*, *n*), so geht er, wie schon von den oben genannten Autoren festgestellt wurde, aus dem Zellkörper selbst, oder aus einem Protoplasmafortsatze hervor und verfeinert sich bald zu einem äusserst dünnen Faden; nach kurzem Verlaufe aber verdickt er sich wieder allmählich und zieht als dicker, varicöser Faden eine lange Strecke parallel dem Querschnitte der Kleinhirnwindung hin. Zum Schluss, nachdem er einen mehr oder wenig weiten Weg zurückgelegt hat, wird er dünner und tritt mit bogenförmiger Biegung an eine Purkinje'sche Zelle heran, an deren Körper er sich in ein Bündel äusserst feiner Endzweige auflöst. Während seines Verlaufes ist der Axencylinder, wie gesagt, glatt oder varicös und giebt fast unter rechtem Winkel feine Collaterale ab, von denen die einen nach aussen zu der äusseren Zone der Molekularschicht, die anderen aber nach innen zu den Purkinje'schen Zellen ziehen. Die nach aussen ziehenden Zweige, 2—3 an der Zahl, sind sehr fein und zerfallen schon nahe ihrem Ursprunge aus dem Axencylinder in der Molekularschicht in einige feinere Fädchen. Was aus diesen Fädchen weiter wird und wie sie endigen, kann man an den Methylenblaupräparaten nicht eruiren. Uebrigens ist es auch R. y Cajal, Retzius, Kölliker u. A. nicht gelungen, nach der Golgi'schen Methode das Endschicksal dieser Collateralen festzustellen, obgleich ihnen deren Existenz bekannt war. Was die zweite Sorte, die nach innen

ziehenden Collateralen betrifft, so legen sie, je nach der Lage der Zelle in der Molekularschicht, eine kürzere oder längere Strecke zurück und ziehen, 3—4 an der Zahl, fast senkrecht zu den Purkinje'schen Zellen. An ihrem Ausgangspunkte aus dem Axencylinderfortsatze zeigen sie oft eine dreieckige oder spindelförmige Verdickung. Kurz bevor sie eine Purkinje'sche Zelle erreichen, schwellen sie ein wenig an und zerfallen darauf in ein ganzes Bündel feinster varicöser Endzweige, die um den Zellkörper ein dichtes pericelluläres Geflecht bilden. Ein solches Geflecht bildet auch das Ende des Axencylinderfortsatzes selbst. An der Bildung eines solchen eine Zelle umgebenden Geflechtes betheiligen sich meist mehrere Collaterale, die den Axencylindern oft verschiedener Zellen desselben Typus angehören. Alle diese Zellgeflechte stehen durch feine Fäden in der Mehrzahl der Fälle mit einander in Verbindung, so dass man sagen kann: in der Schicht der Purkinje'schen Zellen haben wir ein allgemeines Geflecht, welches alle Zwischenräume zwischen den Purkinje'schen Zellen ausfüllt und dessen Fäden die äussere Grenze der granulirten Schicht erreichen. Uebrigens endigen nicht alle Collateralen in solchen Geflechten, einige dringen zwischen den Purkinje'schen Zellen hindurch in die granulirte Schicht, in welcher man sie noch ziemlich weit verfolgen kann. Dabei theilt sich die eine oder andere Collaterale in der granulirten Schicht in einige feine Zweige (Fig. 3). Was die Dicke des Axencylinderfortsatzes selbst, seiner Collateralen und deren Endverzweigungen bei den soeben beschriebenen Zellen betrifft, so muss ich bemerken, dass sie in den Methylenblaupräparaten bedeutend geringer ist, als in den Präparaten nach der Methode von Golgi. Bei der letztgenannten Methode kommt es vor, dass einige Fäden durch reichlichen Niederschlag sehr dick erscheinen und nicht selten mit einander in einen sehr dicken Faden verschmelzen, wodurch das von ihnen gebildete Geflecht ein eigenthümliches Aussehen gewinnt.

Die kleinen Nervenzellen (Rindenzellen) (Fig. 1 *B*, *a*, *b*, *c* u. Fig. 2) gehören zu den am wenigsten erforschten Elementen des Kleinhirnes, besonders in Bezug auf den Charakter und den Endverlauf ihrer Axencylinderfortsätze. Die Mehrzahl der Autoren, Golgi, R. y Cajal, Retzius, Kölliker u. A. beschreiben die genannten Zellen nur sehr kurz und sagen hin-

sichtlich der Axencylinderfortsätze, dass sie sich sehr schwer färben und daher nicht im ganzen Verlaufe untersucht werden können. Retzius[1]) sagt unter anderem: „Einen nervösen Fortsatz von den protoplasmatischen zu unterscheiden, gelang mir ebenfalls nicht.“ Mit Methylenblau färben sich die kleinen Zellen sehr intensiv, und wir können sie besser studiren als nach der Golgi'schen Methode. Sie liegen gewöhnlich in der äusseren Zone der Molekularschicht in grosser Menge und bilden die einzigen zelligen Elemente dieser Zone. Die Gestalt dieser Zellen ist, wie erwähnt, spindelförmig, oval oder unregelmässig eckig. In ihren Dimensionen unterscheiden sie sich nicht scharf von den grossen Zellen, dass im Grunde genommen ihre Bezeichnung „kleine Zellen“ gerechtfertigt erscheint. Den grössten Theil dieser Zellen nimmt der runde oder ovale Kern ein. Einige von ihnen, die zu äusserst gelegenen, grenzen fast dicht an die Pia mater. In ihrem Verhalten zu Methylenblau und in ihrer Structur unterscheiden sie sich gar nicht wesentlich von den grossen Zellen. Vom Körper einer jeden Zelle gehen gewöhnlich 2, 3 oder mehr Protoplasmafortsätze aus, welche meist ziemlich weit parallel dem Querschnitt der Kleinhirnwindung verlaufen. Verhältnissmässig selten wendet sich einer der Protoplasmafortsätze gerade nach unten zur inneren Zone der Molekularschicht, oder nach oben unmittelbar zur Oberfläche des Kleinhirnes. Zu Beginn sind die Protoplasmafortsätze mehr oder weniger dick und zeigen zuweilen deutlich einen fibrillären Bau, aber bald werden sie im Verhältnisse ihrer fortwährenden Theilungen feiner und zerfallen zum Schluss in eine Menge sehr feiner, varicöser Fädchen. Von jedem Fortsatze gehen im Verlaufe unter verschiedenen Winkeln mehr oder weniger feine varicöse Zweige ab, welche, entsprechend der Richtung des Fortsatzes selbst, nach innen zu der Schicht der Purkinje'schen Zellen oder nach aussen, oder aber, wenn der Hauptzweig parallel dem Querschnitte der Kleinhirnwindung verläuft, bald nach innen (absteigende Zweige) und bald nach aussen (aufsteigende Zweige) ziehen (Fig. 1 *B*). Alle Zweige, sowohl die, welche nach innen, als auch die, welche nach aussen ziehen, durchlaufen eine grössere oder geringere Strecke und zerfallen zum Schluss in eine Menge

1) l. c. p. 21.

feinster, varicöser Endfädchen, welche sich mit den Endfädchen anderer Zellen derselben Art verfilzen und in der ganzen äusseren Zone der Molekularschicht ein dichtes Geflecht oder Netzwerk bilden. In dem Falle, wenn die Zelle spindelförmig ist, kann man leicht bemerken, dass von dem einen Pole einer jeden solchen Zelle ein langer und relativ dicker Protoplasmafortsatz ausgeht, welcher parallel dem Querschnitte der Kleinhirnwindung hinzieht und unterwegs bald aufsteigende, bald absteigende Zweige abgiebt. Von dem anderen Pole einer solchen Zelle gehen gewöhnlich 1—2 dicke Fortsätze aus, die fast auf der Stelle in eine bedeutende Anzahl Zweige zerfallen, welche fächerartig nach verschiedenen Seiten auseinander gehen (Fig. 1 *B* u. Fig. 2). Von jeder Zelle geht nur ein Axencylinderfortsatz aus (Fig. 1 *B*, *n* u. Fig. 2 *n*), der entweder als kleiner Konus am Zellkörper selbst, oder sehr oft an der Basis eines Protoplasmafortsatzes entspringt. Von der Spitze seiner konischen Basis aus wird der Axencylinderfortsatz allmählich feiner und bildet bald einen äusserst feinen glatten Faden, welcher jedoch nach kurzem Verlaufe wieder dicker wird, zuweilen varicöse Anschwellungen besitzt und weit ab von der Zelle verfolgt werden kann. Die Richtung, welche die Axencylinderfortsätze einschlagen, ist, unabhängig von der Gestalt und Lage der Zellen, eine zweifache. Entweder ziehen sie parallel dem Querschnitte der Kleinhirnwindung (Fig. 1 u. 2 *a*, *b*), oder sie durchlaufen in dieser Richtung nur eine kurze Strecke, biegen dann bogenförmig nach unten und begeben sich weiter zur inneren Zone der Molekularschicht (Fig. 1 u. 2 *c*). Hiernach kann man also alle diese Zellen eintheilen in solche mit absteigenden Axencylinderfortsätzen und solche, deren Axencylinderfortsätze parallel dem Querschnitte der Kleinhirnwindung hinziehen. In beiden Fällen giebt der Axencylinderfortsatz gewöhnlich 1, 2, 3 oder mehr Collaterale ab. Wie der Axencylinderfortsatz und die von ihm abgehenden Collateralen endigen, das konnte, ungeachtet dessen, dass sich der Axencylinderfortsatz oft in grosser Ausdehnung färbt, nicht eruirt werden. Indem ich hiermit die Beschreibung der Nervenelemente der Molekularschicht schliesse, muss ich bemerken, dass sie alle nach Form, Grösse und Charakter ihrer Protoplasma- und Axencylinderfortsätze nicht wesentlich von einander verschieden sind, und ich wenig oder keinen Grund finde, die Zellen dieser Schicht in zwei Kategorien,

grosse und kleine, einzutheilen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass der Verlauf des Axencylinderfortsatzes der ersten Gruppe uns bekannt ist, bei der zweiten Gruppe aber noch nicht festgestellt ist.

Die granulirte Schicht (Fig. 3 u. 4).

Zu den zelligen Elementen dieser Schicht gehören, wie bekannt, die kleinen und grossen Golgi'schen Zellen. Die kleinen Golgi'schen Zellen (Fig. 3*G*) sind von unregelmässig eckiger und spindelförmiger Gestalt und geringer Grösse. Ihre Hauptmasse bildet der grosse runde oder ovale Kern, welcher nur von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben ist. Sie färben sich intensiv mit Methylenblau, und man kann daher den Verlauf und die Endigungen ihrer Protoplasmafortsätze und zum Theil auch ihrer Axencylinderfortsätze beobachten. Die ersteren gehen, 2, 3 oder 4 an der Zahl, von den Polen des Zellkörpers aus, verlaufen eine kurze Strecke in der granulirten Schicht und zerfallen in einige feine Zweige, welche sich bald in Bündel oder Büschel kurzer, gebogener oder gerader Fädchen auflösen. Der Axencylinderfortsatz beginnt mit einer kleinen konusartigen Verdickung am Zellkörper oder an der Basis eines Protoplasmafortsatzes, verläuft darauf als ein glatter Faden senkrecht in die Molekularschicht und zerfällt in irgend einem Niveau dieser Schicht in zwei Zweige. In der Regel reichen die Axencylinderfortsätze um so tiefer in die Molekularschicht hinein, je näher dieser Schicht der Körper der Zelle gelegen ist, und umgekehrt. Je weiter die Axencylinderfortsätze in die Molekularschicht hineinreichen, um so näher der Kleinhirnoberfläche geht ihre Theilung vor sich. Hinsichtlich ihrer Gestalt und des Charakters ihrer Protoplasmafortsätze sind die kleinen Golgi'schen Zellen den sternförmigen Zellen der äusseren gangliösen Schicht der Retina sehr ähnlich. Die grossen Golgi'schen Zellen (Fig. 3 u. 4*gG*) färben sich im Kleinhirn der Vögel weit schwerer mit Methylenblau, als bei den Säugethieren (Maus, Ratte). Sie sind durch die ganze Dicke der Körnerschicht vertheilt und zeichnen sich durch runde, birnförmige oder sternförmige Gestalt und ziemlich kleine, runde oder ovale Kerne aus. Nach dem Verhalten der Protoplasmafortsätze kann man unter diesen Zellen zwei Typen unterscheiden: erstens solche mit einem Protoplasmafortsatze, der sich in der Molekular-

schicht verzweigt, und zweitens solche mit mehreren Protoplasmafortsätzen, die sich hauptsächlich in der Körnerschicht verzweigen. Die Zellen des ersten Typus (Fig. 4 *gGj*) sind meist rund oder birnförmig und besitzen einen dicken Protoplasmafortsatz, welcher senkrecht zu der Schicht der Purkinje'schen Zellen zieht und auf seinem Wege in der Regel keine Zweige abgibt; nur bisweilen ziehen von ihm 1—2 feine Zweige in die granulirte Schicht. Nach seinem Eintritt in die Molekularschicht theilt sich der dicke Protoplasmafortsatz allmählich in einige dünne, varicöse Zweige, welche man nicht selten fast bis zur Oberfläche der Kleinhirnrinde verfolgen kann, wo jeder dieser Zweige in eine Menge feiner, varicöser Fädchen zerfällt. Letztere bilden, zusammen mit den Endverzweigungen der Fortsätze gleichwerthiger Zellen, ein ziemlich dichtes Geflecht. Im dicken Protoplasmafortsatze kann man zuweilen schon vor seinem Zerfall in einzelne Zweige eine fibrilläre Struktur wahrnehmen. Die Zellen des zweiten Typus (Fig. 3 u. 4 *gG*) haben eine rundlich eckige Form und besitzen 2, 3 oder mehr Protoplasmafortsätze, welche nach verschiedenen Richtungen auseinander gehen und in verschiedener Entfernung von der Zelle in einzelne sehr dünne, sich weiter theilende Zweige zerfallen. Alle Protoplasmafortsätze dieser Zellen und ihre Verzweigungen gehören fast ausschliesslich der granulirten Schicht an, und nur in seltenen Fällen dringen einige Zweige in die Molekularschicht zwischen die Purkinje'schen Zellen ein. Alle Zellen beider Typen haben nur einen Axencylinderfortsatz, der in mehr oder weniger schiefer Richtung zur weissen Substanz des Kleinhirnes hinzieht. Der weitere Verlauf dieser Axencylinderfortsätze konnte an den Methylenblaupräparaten nicht eruirt werden.

Die Nervenfasern, welche in der granulirten Schicht endigen (Fig. 3 *m* u. Fig. 5).

Von den Nervenfasern, welche im Kleinhirne endigen, liessen sich nur diejenigen mit Methylenblau sichtbar machen, welche zuerst von R. y Cajal und später von A. van Gehuchten, Kölliker, Retzius u. A. als „Moosfasern" beschrieben worden sind. Diese Fasern gehören, wie man an Methylenblaupräparaten sehen kann, zu den markhaltigen. Sie besitzen eine bedeutende Dicke und verlaufen nach ihrem Eintritt in die Mole-

kularschicht mehr oder weniger senkrecht, oder aber parallel zur Purkinje'schen Zellenschicht. Dabei geben sie stellenweise aus den Ranvier'schen Einschnürungen bald markhaltige, bald marklose Zweige ab, bis zuletzt die ganze Faser in 3 bis 4 oder mehr solcher Zweige zerfällt. Sowohl die markhaltigen, wie die marklosen Fasern durchdringen die granulirte Schicht in verschiedenen Richtungen, beschreiben dabei einige Windungen, und viele von ihnen erreichen fast das Niveau der Purkinje'schen Zellen. Gewöhnlich treten aber diese Zweige, soweit man nach den Methylenblaupräparaten urtheilen kann, nicht aus den Grenzen der granulirten Schicht heraus und gehen nicht in die Molekularschicht des Kleinhirnes über. Jeder einzelne markhaltige Zweig verliert in der granulirten Schicht zuletzt seine Markscheide und gewinnt das Aussehen eines dicken, varicösen Fadens, der nach längerem oder kürzerem Verlaufe in einige Endzweige von verschiedener Dicke zerfällt. Letztere winden sich in ihrem Verlaufe und geben seitlich einige mehr oder weniger gebogene Fädchen ab, die sich unter einander verflechten und zuletzt ein rundes, ovales oder unregelmässiges Endknäuel bilden (Fig. 3 und Fig. 5 *E*). Zuweilen sieht man von einem solchen Endknäuel 1—2 Fäden in die granulirte Schicht ziehen, wo sie nicht weit vom genannten Knäuel in einige sich theilende Zweige zerfallen, die selbst wieder ein neues Endknäuel bilden. In einigen Fällen gehen von dem einen oder anderen Knäuel sehr feine Fädchen aus, die man weit verfolgen kann, deren Endigungen sich aber bisher der Beobachtung entzogen. Ob diese Fädchen neue Knäuel bilden, oder ob sie, was sehr wahrscheinlich ist, mit den Fäden anderer, benachbarter oder weiter gelegener Knäuel sich verbinden, müssen fernere Untersuchungen lehren. Was die marklosen Zweige betrifft, die sich von den oben beschriebenen Fasern abzweigen, so endigen sie alle in ebensolchen Endknäueln, wie die marklosen Zweige; ein Unterschied zwischen marklosen und markhaltigen Zweigen besteht nur darin, dass erstere nicht selten sofort nach ihrer Abzweigung von der Nervenfaser in einzelne Fäden zerfallen, welche den Endknäuel bilden. Solche Endknäuel liegen also fast genau der Nervenfaser an, von welcher der marklose Zweig entspringt. Gewöhnlich weisen die Fäden, welche einen Knäuel bilden, verschieden gestaltete und verschieden grosse Verdickungen auf (s. Fig. 5), welche dem ganzen Knäuel

ein eigenthümliches Aussehen verleihen. Die Knäuel ähneln sehr jenen Endverzweigungen, in welche die centrifugalen Fasern erster Ordnung der Retina auslaufen. Nicht selten liess sich im Innern einiger Knäuel eine mit Methylenblau schwach gefärbte Bildung nachweisen, die an eine kleine Golgi'sche Zelle erinnerte. Wegen der geringen Grösse und der grossen Anzahl der Knäule, und weil sich in ihnen die soeben beschriebenen zellenähnlichen Bildungen fanden, bin ich der Meinung, dass diese Knäuel nichts anderes sind, als pericelluläre Geflechte, welche wahrscheinlich kleine Golgi'sche Zellen umgeben. Bei Anwendung der Golgi'schen Methode schlägt sich eine Silberverbindung auf der Oberfläche der Fäden, welche die Endknäuel bilden, nieder und verdeckt vollständig die Zwischenräume zwischen ihnen. Dadurch erscheinen die Knäuel als Rosetten etc., und deshalb nannten die Forscher, welche sich ausschliesslich der Golgi'schen Methode bedienten, die in Endknäueln endigenden Fasern „Moosfasern".

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXV und XXXVI.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Kleinhirnwindung von der Taube. A = Molekularschicht, B = äussere, C = innere Zone der Molekularschicht, D = Schicht der Purkinje'schen Zellen, a, b u. c = kleine Zellen der Kleinhirnrinde, d, e, f, g und h = Korbzellen, p = Protoplasmafortsätze, n = Nervenfortsätze. Obj. 4 von Reichert; Cam. luc.

Fig. 2. Drei Zellen (a, b und c) aus der äusseren Zone der Molekularschicht des Kleinhirnes von der Taube. p = Protoplasmafortsätze, n = Nervenfortsätze. Reicherts Obj. $\frac{8}{a}$; Cam. luc.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Kleinhirnwindung von der Taube. A = Molekularschicht, B = Purkinje'sche Zellen, C = granulirte Schicht, n = Nervenfortsätze nebst (k) ihren Endverzweigungen, welche die Purkinje'schen Zellen umflechten, G = kleine Golgi'sche Zellen, gG = grosse Golgi'sche Zellen, m = Nervenfasern, die in der granulirten Schicht als Knäuel endigen, p = Protoplasmafortsätze, n = Nervenfortsätze. Reicherts Obj. 4; Cam. luc.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Kleinhirnwindung von einer weissen Ratte. A = Molekularschicht, B = Schicht der Purkinje'schen

Zellen, C = granulirte Schicht, gGj = grosse Golgi'sche Zellen vom ersten Typus, gG = grosse Golgi'sche Zellen vom zweiten Typus, p = Protoplasmafortsätze, n = Axencylinderfortsätze. Reicherts Obj. 4; Cam. luc.

Fig. 5. Nervenfasern (m), die in der granulirten Schicht in Knäueln (E) endigen, aus dem Kleinhirne der Taube. Reicherts Obj. $\frac{8a}{=}$; Cam. luc.

Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes.

Von

Dr. **Alfred Fischel,**

Prosector am anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag.

Hierzu Tafel XXXVII.

Im November 1895 gelangten Herr Prof. Rabl und ich in den Besitz einer Anzahl Larven von Salamandra macul. Herr Prof. Rabl hielt dieselben im fliessenden Wasser eines Fischbrutapparates, während ich meine Larven zum Zwecke genauerer Controlle bestimmter Versuche — in stehendem Wasser und zwar in Porzellanschüsseln, die in meinem Arbeitszimmer standen, aufzog. Das Wasser wurde hierbei täglich mehrere Male gewechselt und die Larven mit frischer Leber gefüttert.

Während diese beiden Gruppen von Larven zur Zeit, als sie aus dem Uterus herausgenommen wurden, gleich gefärbt waren, machte sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung bei beiden Arten ein auffallender Unterschied der Färbung bemerkbar: Die in fliessendem Wasser gehaltenen Larven bekamen die gewöhnliche Färbung von Salamanderlarven, sie waren fast ganz schwarz, die in stehendem Wasser aufgezogenen dagegen waren sämmtlich viel lichter. Diese Differenz ist deutlich aus den Figuren 1 und 2 erkennbar. Während die in fliessendem, kalten

Wasser gehaltene Salamanderlarve fast vollständig schwarz erscheint, nur an den Seiten des Kopfes und in der unmittelbar hinter dem Abgange der hinteren Extremitäten vom Rumpfe gelegenen Region etwas lichter gefärbt ist, zeigt die Larve der zweiten Art ein ganz anderes Verhalten: Der Grundton der Gesammtfärbung des Körpers ist ein lichter, gelblich weisser; am hellsten und dabei deutlich durchscheinend ist ein V-förmiger Bezirk der Dorsalfläche des Kopfes, dessen beide Schenkel von hinten um die Augen herum verlaufend nach vorne zwischen die beiden Nasenlöcher zu convergiren. Das eigenthümlich Glasartige, Durchscheinende der gesammten Haut dieser Larven — zwar in diesem Bezirke am deutlichsten ausgesprochen aber auch sonst vorhanden — konnte durch die Zeichnung nicht wiedergegeben werden. — So kommt es, dass das (blauschwarze) Auge durch die, entsprechend den erwähnten beiden Schenkeln des V gelbliche, durchscheinende Haut (durch Complementärwirkung) mit grünlicher Farbe hindurchschimmert.

Hinter den Augen ist das Pigment in reichlicherer Menge vorhanden. Sonst findet es sich in grösserer Menge und zwar in Form feinster, schwarzer Pünktchen in der Begrenzung des erwähnten V-förmigen Bezirkes am Kopfe, ferner am Rücken und längs einer schmalen Linie an der Seite des Rumpfes. Ich habe jedoch auch Larven besessen, die selbst an diesen Stellen nur vereinzelte schwarze Pünktchen aufwiesen und daher noch heller als die gezeichnete Larve erschienen.

Die Extremitäten sind gleichfalls von lichter Farbe; am lichtesten ist meist die Vorderseite des Oberschenkels. Die vorderen Extremitäten sind gelblich weiss, enthalten bis auf einzelne schwarze Pigmentflecken an der Hinterseite von Ober- und besonders Vorderarm und am Rande der Zehen fast gar kein Pigment. An den hinteren Extremitäten findet sich dieses in Form unregelmässiger schwarzer Flecke nur an der Hinterseite des Unterschenkels und am Zehenrande.

Sehr auffällig ist die Farbe der Kiemen: Während diese bei normal gefärbten Larven ein schmutziges Braunschwarz ist, erscheinen bei den hellgefärbten Larven die Kiemen als blutrothe büschelförmige Anhänge des Körpers. (Infolge dieses minimalen Pigmentgehaltes lässt sich bei diesen Larven der Kiemenkreislauf sehr schön demonstriren.)

Im Gegensatze zu diesen Färbungsunterschieden steht die Farbe des Schwanzes: sie differirt bei den beiden Larvenarten nicht wesentlich. Zwar erscheint bei den hellen Larven auch der Schwanz etwas heller als bei den dunklen; aber in beiden Fällen weist er die charakteristischen grossen, unregelmässigen schwarzen Pigmentflecke auf.

Von diesen hellen Larven wiesen jedoch nicht alle die gleiche Farbennuance auf. Der Grundton der Gesammtfärbung konnte einmal etwas dunkler sein; oder aber es fanden sich auf einem, dem beschriebenen gleichen Grundtone zahlreichere, unregelmässigere Pigmentflecke (besonders an der Seite der Medianlinie des Rückens).

Ferner war diese helle Färbung durchaus nicht bei ein und derselben Larve auch immer die gleiche. Ohne ersichtliche äussere Ursache blieb eine oder die andere Larve oft durch mehrere Tage dunkler oder heller als früher. Stets aber waren die in stehendem Wasser gehaltenen viel lichter gefärbt als die in fliessendem aufgezogenen.

Da diese Färbungsdifferenz, wie erwähnt, keine angeborene war, sondern sich vielmehr erst allmählich im Verlaufe der Entwickelung einstellte, so fragte es sich, was ihre Ursache sei. Beide Larvengruppen befanden sich unter völlig gleichen Umständen — bis auf ein Moment: Die einen wurden, wie erwähnt, in fliessendem, die anderen in stehendem Wasser gehalten. Dass das Moment des einmal rascher, im anderen Falle langsam erfolgenden Wasserwechsels allein als Ursache in Frage kommen konnte, war von vorn herein sehr unwahrscheinlich und wurde übrigens später auch durch entsprechende Versuche als unmaassgeblich erwiesen. Dagegen aber unterschieden sich die beiden Medien sehr erheblich durch ihre Temperatur. Während die letztere im fliessenden Wasser nur 6—7°, an kalten Tagen noch weniger betrug, war sie im stehenden Wasser meiner Porzellanschalen 15—18°, also dreimal so gross. So wahrscheinlich es war, dass dieser Umstand die Ursache der Färbungsdifferenz bilde, so musste dies doch durch Versuche erst nachgewiesen werden.

Zu diesem Zwecke brachte ich in fliessendem (kaltem) Wasser gehaltene schwarze Larven in Wasser von der obigen Temperatur. Der Erfolg entsprach vollständig der Erwartung: Die Larven wurden heller. Allerdings geschah dies nicht sofort,

sondern nur ganz allmählich. Dies ist auch der Grund, warum es mir — so sehr ich dies auch wünschte — nicht möglich war, die Vorgänge an den Pigmentzellen in diesem Stadium des Hellerwerdens mikroskopisch zu verfolgen. Der Färbungsunterschied wird in verschiedener Zeit, nach mehreren Stunden oder erst nach mehr als einem Tage ein augenfälliger. Der früher schwarze Grundton der Farbe wird zunächst ein goldbrauner; Extremitäten und Kiemen werden heller; am ganzen früher gleichmässig schwarzen Rumpfe treten helle Flecke hervor; am dritten Tage wird der Grundton mehr gelblich, besonders am Kopfe. In diesem Stadium verharren die Larven meist längere Zeit; es kann dieses Stadium auch wochenlang andauern; gewöhnlich jedoch sind die Larven nach längstens zwei Wochen ganz hell.

Wenn man nun Larven, die verschieden lange Zeit nach der Herausnahme aus dem Uterus in kaltem Wasser gehalten wurden, in warmes einführt, so zeigt es sich, dass je längere Zeit die Thiere in kaltem Wasser sich befunden haben, sie auch desto weniger hell werden. Larven von über 60 mm Länge werden in warmem Wasser niemals so hell als wie die jüngeren, gleich nach der Herausnahme aus dem Uterus in dasselbe eingebrachten; sie werden statt schwarz nur lichtbraun.

Diese Thatsache steht im Einklange mit der im Folgenden zu besprechenden. Wenn es gelingt schwarze Larven durch Einführung in warmes Wasser hell zu machen, so war es wahrscheinlich, dass man auch umgekehrt helle Larven in kaltem Wasser dunkel färben könnte. Ich brachte einige von den von vornherein in warmem Wasser gehaltenen hellen Larven in fliessendes, kaltes Wasser: Diese Larven wurden nun allerdings viel dunkler als ihre früheren Genossen — der Grundton ihrer Färbung wurde ein schmutzig grauer; zahlreiche unregelmässige schwarze Flecke traten aus ihm hervor, abwechselnd mit weisslichen Punkten — aber niemals konnte ich auch durch wochenlangen Aufenthalt in noch kälterem Wasser als dasjenige war, in welchem Herr Prof. Rabl seine Larven hielt, eine so schwarze Färbung erzielen, wie sie die normal gefärbten Thiere zeigten. Dagegen aber kann man ganz schwarze Larven, sobald man sie durch warmes Wasser heller gemacht hat, mit Leichtigkeit wieder schwarz machen. Bringt man z. B. in das warme Wasser Eis, so werden die Thiere ebenso schwarz als sie es früher

waren. Aber auch dieser Versuch gelingt nur dann sicher und prompt, wenn die Larven erst kurze Zeit in warmem Wasser gehalten worden waren. Nach längerem Aufenthalte im letzteren zeigen sich diese helleren Larven des Vermögens verlustig, ihre Farbe so rasch und so sicher zu ändern als früher. Ebenso zeigt sich ferner, dass auch dieser Farbenwechsel — vom Hellen zum Dunklen — sich desto langsamer und desto weniger intensiv entwickelt, je älter die Larven werden.

Aus diesen Versuchen folgt also, dass man im Stande ist, durch erhöhte Temperatur dunkle Larven hell zu machen und umgekehrt durch Kälte helle dunkler zu färben. Da dieser Farbenwechsel ferner umsoweniger intensiv erfolgt, je älter die Thiere sind, so kann man schliessen, dass in jungen Stadien eine weit lebhaftere Reaktion des Pigmentes auf äussere Reize hin stattfindet. Da ferner der Farbenumschlag umso geringer ist, je länger die Larven vorher in dem einen oder anderen Zustande der Färbung sich befanden, so folgt, dass die durch Wärme oder Kälte hervorgerufene verschiedene Pigmentirung keinen bloss dem momentanen Reize der verschiedenen Temperaturen entsprechenden vorübergehenden Zustand darstellt, sondern dass sie sich allmählich stabilisirt und daher umso schwerer veränderlich ist, je länger sie bestanden hat. Wärme und Kälte vermögen also die Färbung dauernd zu beeinflussen.

Vielleicht könnte man vermuthen, dass die durch Wärmeeinfluss hervorgebrachte Hellfärbung ein pathologischer Zustand sei. Dass dies aber nicht der Fall ist, erhellt daraus, dass die hellen Larven ebenso munter und lebhaft waren, wie die normal gefärbten, körperlich sich sogar viel besser entwickelt zeigten — wobei allerdings das Moment der leichteren Zugänglichkeit des Futters im stehenden als im fliessenden Wasser eine Rolle spielen könnte; endlich aber entwickelten sich diese Larven viel rascher und gingen sämmtlich viel früher zum Landleben über, als die in stehendem Wasser gehaltenen.

Nachdem dieser Einfluss der Temperatur festgestellt war, fragte es sich, ob keine ähnlichen Befunde in der Literatur niedergelegt seien. Der Farbenwechsel bei erwachsenen niederen Wirbelthieren ist eine seit langem bekannte und beschriebene Erscheinung. Genauere Angaben finden sich bei Leydig in

Bezug auf Fische, Amphibien und Reptilien; über den Farbenwechsel bei Fischen bei Pouchet, Heincke und Lode; beim Chamaeleon bei Brücke; über den bei Fröschen bei Wittich, Lister, Steinach, Ehrmann und Biedermann. Dagegen habe ich in Bezug auf den Farbenwechsel bei Larven nur eine einzige Beobachtung finden können und auch diese bezieht sich nicht auf die Wärme-, sondern auf die Lichtwirkung. L. Hermann hat nämlich gezeigt, dass Froschlarven, welche im Dunkeln gehalten werden, regelmässig heller und durchsichtiger werden; am Lichte werden sie und zwar etwas schneller wieder dunkler; weiter fand er, dass im rothen Lichte dieses Dunkelwerden nicht eintritt, blaues Licht dagegen wie Tageslicht wirkt. — Ueberhaupt beschäftigen sich fast alle Autoren, welche den Farbenwechsel niederer Wirbelthiere beschrieben, vorwiegend mit dem Einflusse des Lichtes (und der Electricität). Es stellt sich aus diesen Arbeiten ein bemerkenswerther Unterschied in der Art heraus, dass während die einen Thiere auf Licht hell werden (Fische; zahlreiche von Leydig angeführte Amphibien und Reptilien; Phrynosoma orb.; Stellio caucasicus; Frösche), andere die umgekehrte Farbe annehmen (Chamaeleon; Froschlarven).

Eine entsprechende Untersuchung der Einwirkung des Lichtes auf Salamanderlarven hat ergeben, dass diese im allgemeinen eine sehr geringe ist. Sie besteht jedoch und zwar in dem Sinne, dass die Larven ebenso wie die des Frosches durch Lichteinfluss etwas dunkler und umgekehrt durch Dunkelheit heller werden. Diese Wirkung tritt besonders an den ganz hellen Larven hervor, indem bei ihnen durch den Einfluss des Lichtes überall am Rumpfe kleine schwarze Punkte zum Vorschein kommen. Doch war es mir auch hier nicht möglich, die dabei stattfindenden Vorgänge mikroskopisch zu verfolgen. Zwar war es bei längerer Beobachtung möglich, festzustellen, dass der eine oder andere Fortsatz der Pigmentzellen länger oder kürzer geworden war; die Bewegung des Pigmentes selbst hierbei zu verfolgen, gelang jedoch nicht. — Wie sich erwachsene Exemplare von Salamandra mac. dem Lichte gegenüber verhalten, vermag ich nicht anzugeben. Es fragt sich, ob hier ein ähnliches Verhältniss besteht, wie beim Frosche. Die Larven desselben reagiren in gerade entgegengesetzter Weise auf das Licht

als die erwachsenen Thiere, d. h. also es reagiren die Pigmentzellen zu verschiedenen Perioden des Lebens verschieden auf denselben Reiz. Wie erwähnt, verhalten sich wenigstens die Larven von Salamandra mac. gleich denen des Frosches.

Die von einzelnen der oben citirten Autoren gefundenen Thatsachen über Wärmewirkung sind übereinstimmende. Brücke, der noch in seiner ersten Mittheilung über den Farbenwechsel des Chamaeleons der Temperatur einen nur untergeordneten Einfluss zuschreibt, sagt in der zweiten, der letztere sei ein der Lichtwirkung entgegengesetzter. Leydig führt aus, dass die von ihm speciell angeführten Thiere („im Sonnenlichte und) in der Wärme hell werden und umgekehrt". Das Gleiche findet Biedermann beim Frosche. In Uebereinstimmung hiermit werden Larven von Salamandra mac. durch Wärme hell, bleiben es auch bei längerer Fortdauer dieses Einflusses, ohne dass jedoch hierdurch ihre Entwickelung irgendwie gestört würde. Im Gegentheile wird diese sogar beschleunigt, wie dies auch Barfurth für die Regeneration abgeschnittener Körpertheile angibt.

Die histologische Untersuchung des Verhaltens des Pigmentes bei diesem Farbenwechsel ergibt Folgendes. Das Pigment kommt bekanntlich in der Haut der Salamanderlarve in drei Formen vor: Es erscheint in Form kleiner braunschwarzer Kügelchen in den Epithelzellen und zwar besonders an ihrer Peripherie abgelagert. Ferner finden sich zwischen diesen Epithelzellen zierliche, verzweigte Pigmentzellen (Fig. 3, *ep*), die mit ihren Fortsätzen die Intercellularlücken durchsetzen. Endlich finden sich unter dem Epithel die reich verzweigten schwarzen Pigmentzellen der Cutis (*cp*), welche den Hauptantheil an der Färbung des Körpers haben[1]). — Während nun das körnige Pigment in den Epithelzellen selbst bei den schwarzen Larven die Zelle in dichter Menge durchsetzt, ist es bei den hellen nicht überall gleichmässig und auch da meist nur an der Peripherie der Zellen und ferner in sehr geringer Menge abgelagert. Es ist also hierdurch schon das Medium, durch welches die mächtigen Pigmentzellen der Cutis hindurchschimmern, ein viel helleres als bei den dunklen Larven. —

1) Auf das specielle Verhalten und Vorkommen dieser Zellarten in den verschiedenen Regionen des Körpers soll hier nicht näher eingegangen werden.

Die Differenzen der epithelialen (*ep*) und Cutis-Pigmentzellen (*cp*) bei den beiden Larvengruppen sind aus den Figuren 3 und 4 (Taf. XXXVII) erkennbar. Hierbei gibt je eine Hälfte der Figuren das Verhalten der einen beziehungsweise der anderen Art der Pigmentzellen wieder. Die epithelialen Pigmentzellen sind, wie erwähnt, bei den schwarzen Larven pyramidenförmige, verzweigte Zellen (Fig. 2, *ep*); sie haben zumeist eine rein schwarze Farbe, so dass der Kern gar nicht sichtbar ist; aber es finden sich stellenweise ganz helle, nur mit spärlichem Pigment durchsetzte Formen dieser Zellart und zwischen diesen beiden Extremen — wie dies auch auf Fig. 3 sichtbar ist — zahlreiche Uebergangsformen. Weiter finden sich oft auch mitten zwischen reich verzweigten so stark contrahirte runde Zellen, wie sie bei den ganz hellen Larven (Fig. 4, *ep*) vorkommen.

Die Pigmentzellen der Cutis (Fig. 3, *cp*) bilden bei den schwarzen Larven ein reich verzweigtes, dichtes Netzwerk, in dem man die einzelnen Zellterritorien nicht leicht von einander abgrenzen kann. Um die Hautdrüsen bilden sie ein zierliches Maschenwerk und enthalten ein körniges, schwarzes, stellenweise auch mehr braunrothes Pigment. An zahlreichen Stellen vermag man ferner zwischen und unter diesen Pigmentzellen reich verzweigte, mit hellgelben, oblongen Körnchen erfüllte Zellen nachzuweisen (*gp*).

Das Verhalten dieser Pigmentzellen bei den durch Wärme hell gewordenen ist ein wesentlich anderes (Fig. 4). Die epithelialen Pigmentzellen (*ep*) sind nur in seltenen Fällen mit Fortsätzen versehen, die Intercellularlücken erscheinen daher ganz hell; die Pigmentzellen selbst erscheinen jetzt als kreisrunde oder eiförmige zwischen den übrigen Epithelzellen liegende Gebilde, in deren Mitte oder an deren einem Pole der Kern liegt, dem wie eine Kappe eine tiefschwarze Pigmentkugel aufsitzt. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen die dunklen Pigmentzellen der Cutis (*cp*). Während die letztere bei den schwarzen Larven von dem Netzwerk derselben dicht erfüllt war, findet sich von diesem nichts mehr vor, nur stellenweise liegen in der Cutis schwarze, klumpige, fast sämmtlich der Kreisform sich nähernde Gebilde: Dies sind die ad maximum contrahierten Pigmentzellen. Während die Pigmentmasse bei den epithelialen Zellen stets an dem einen Pole des Kernes angehäuft war, ist dieser hier an Flächenbildern nicht zu

erblicken und zwar, wie Querschnitte lehren, aus dem Grunde, weil das Pigment in den Zellen der Cutis sich meist um die ganze Peripherie des Kernes concentrirt und diesen so verdeckt.

Dass die epithelialen und Cutis-Pigmentzellen contractile Gebilde sind, ist wiederholt ausgesprochen worden. Während für die ersteren in Bezug auf das Verhalten von Pigmentkörnchen und Zellfortsätzen bei der Contraction keine Angaben sich finden, wird bezüglich der letzteren Zellart seit der klassisch gewordenen Untersuchung Brücke's, die in neuster Zeit von Keller bestätigt und erweitert wurde, übereinstimmend (Brücke, Keller, Ballowitz) angegeben, dass nicht die Zelle selbst sich contrahirt, sondern dass ihre Fortsätze erhalten bleiben und nur das Pigment sich dem Centrum zu bewegt, und Keller versucht sogar diesen an sich schwer vorstellbaren Vorgang durch eine Theorie zu erklären. Nur Biedermann berichtet, dass es ihm (beim Frosche) nicht möglich war zu entscheiden, „ob die Zellfortsätze auch im pigmentfreien Zustande in allen ihren Ramificationen erhalten bleiben (wie Lister anzunehmen scheint), oder ob, wie es wahrscheinlicher ist, nur eine ungleich rasche Bewegung verschiedener Theile des Zellplasmas stattfindet, derart, dass es . . . zur Sonderung eines leichter beweglichen, flüssigeren „Körnerplasmas“ und eines festeren Hyaloplasmas kommt. Aus diesem letzteren würden dann die pigmentfreien Fortsätze im wesentlichen bestehen, die aber möglicher Weise auch eingezogen werden“. Nun ist es bei Salamanderlarven ganz unmöglich im Contractionszustande der Pigmentzellen irgend eine Spur von Fortsätzen — weder an ungefärbten noch an auf verschiedenste Weise gefärbten Präparaten — wahrzunehmen. Alle anderen Zellgebilde der Haut sind deutlich sichtbar und es ist wohl schwer anzunehmen, dass gerade die Fortsätze der Pigmentzellen unsichtbar bleiben sollten. Untersucht man Uebergangsstadien zwischen dunkler und heller Färbung, so zeigen sich deutlich die — wenn auch verkürzten — Zellfortsätze und sie enthalten dann auch Pigmentkörnchen. Ist aber die Zelle — bei den ganz hellen Larven — vollständig contrahirt, so ist nichts von Fortsätzen wahrzunehmen und die Zelle ist überall scharf begrenzt. Daraus muss ich schliessen, dass — wenigstens bei Salamanderlarven — die helle Färbung durch Wärmeeinfluss nicht auf einer einfachen Ballung des Pigmentes

innerhalb der nicht oder nur zum Theile contrahirten Zelle beruht, sondern vielmehr, dass hierbei die ganze Zelle sich contrahirt, alle ihre Fortsätze einzieht und das Pigment auf ein ganz kleines Gebiet vertheilt[1]). Es scheint wohl kein einfacher Zufall zu sein, dass bei dieser Contraction sowohl die Cutis- als auch die epithelialen Pigmentzellen fast vollständige Kugelform annehmen: Diese ist wohl das günstigste Resultat der Contraction, deshalb, weil sie bei kleinster Oberfläche die grösstmögliche Masse zu fassen vermag.

Es ist ferner von Interesse, dass die Einwirkung der Wärme sich nicht bloss auf die Haut allein beschränkt. Sie erstreckt sich vielmehr auch auf die Pigmentzellen im Inneren des Körpers, wie man sich z. B. durch die Untersuchung der Pigmentzellen des parietalen Blattes des Peritoneums, der Lunge u. s. w. überzeugen kann.

Endlich sieht man bei den hellen Larven in viel reichlicherer Menge und Verzweigung die früher nur spärlich sichtbaren Pigmentzellen mit hellgelben Körnchen (*gp*). Sie sind bei den schwarzen Larven offenbar durch die reichen Fortsätze der schwarzen Pigmentzellen verdeckt worden. Ihr deutlicheres Hervortreten bei den hellen Larven trägt vielleicht hauptsächlich zu dem eigentümlichen gelblich-glasartigen Aussehen der Haut der letzteren bei. Sie werden durch die Wärme nicht beeinflusst, da ihre Fortsätze auch nach Einwirkung derselben in reichlicher Menge vorhanden sind.

Zur Entwicklung des Pigmentes.

Das gleichzeitige Vorkommen von hellen (oder nach Reinke „zart lavendelfarbigen“) und dunklen Pigmentzellen (Fig. 3 und 4, *gp*, *cp*) hat zu einer auf den ersten Blick sehr ansprechenden Theorie in Bezug auf die Entstehung des Pigmentes in den Zellen selbst Anlass gegeben. Reinke hat nämlich im Gegensatze zu Flemming die erwähnten beiden Zellarten als identische, jedoch

1) Es ist selbstverständlich, dass trotzdem neben der Contraction der Zelle auch eine „Strömung“ der Pigmentkörnchen im Innern des Zellleibes stattfinden kann. Hierfür spricht besonders auch die Ballung des Pigmentes um den Kern der contrahirten epithelialen Pigmentzellen.

in verschiedenen Entwicklungsstadien befindliche Gebilde aufgefasst: Da einerseits die hellen Pigmentzellen im Peritoneum der Larve zahlreich vorhanden sind, in dem des erwachsenen Thieres dagegen fehlen; anderseits — nach Reinke — sich zwischen den Einschlüssen beider Zellarten alle Uebergangsformen nachweisen lassen, hat er geschlossen, dass das Pigment in den Zellen zuerst in Form jener hellen Einschlüsse auftritt, um späterhin aus (oder in) diesen zu den schwarzen Pigmentkörnchen sich zu differenziren. Die ersteren Gebilde sind daher nach ihm „Pigmentbildner", es entstehen im Verlaufe der Entwicklung aus „Leukoplasten" „Trophoplasten", ein Vorgang der Pigmentbildung, wie er im Pflanzenreiche sich findet, wo aus hoch differenzirten Plasmatheilen (Trophoplasten) sich z. B. die Chlorophyllkörner entwickeln.

So unangenehm es ist, die Beobachtung eines Anderen zu negiren, vermag ich dennoch diese Angaben Reinke's nicht zu bestätigen. Es ist mir nicht gelungen, zwischen beiden Zellarten alle jene Uebergänge zu finden, wie sie Reinke schildert und wie sie eine nothwendige Vorbedingung seiner Theorie sind. Er selbst sagt zwar schon, es sei sehr schwer und selten, dass man solche Uebergangsformen findet und greift deshalb zu der Erklärung, dass offenbar die Umwandlung aus der einen in die andere Form sehr rasch vor sich gehe — bei der grossen Verschiedenheit der beiderlei Zelleinschlüsse und der grossen Menge der zur Untersuchung verfügbaren Zellen ein sehr unwahrscheinliches Verhalten. Trotz vieler Mühe ist es mir nicht gelungen, in dem Peritoneum der Salamanderlarve — dem Untersuchungsobjekte Reinke's — auch nur annähernd Uebergangsformen zu finden. Stets besteht vielmehr zwischen beiden Zelleinschlüssen ein scharfer Unterschied: Die der hellen Zellen sind unregelmässig, mehr oder weniger oblong und stets viel grösser als die kleinen, kreisrunden, braun bis schwarzgefärbten Körnchen der dunklen Pigmentzellen. Beide Zellarten liegen in fast gleicher Ebene. Aber überall, selbst an denjenigen Stellen, an welchen ihre Fortsätze dicht aneinander liegen und bei oberflächlicherer Untersuchung in einander überzugehen scheinen, vermag man trotzdem stets beide Arten von Zelleinschlüssen wohl von einander zu sondern, ohne Uebergangsformen wahrzunehmen. Schon aus diesen morphologischen Gründen glaube ich der Ansicht Flemming's

beipflichten zu sollen, der beide Zellarten als verschieden auffasst. Dafür sprechen aber noch eine Reihe anderer Gründe. Wären die helleren Zellen Vorstufen der dunklen, so müssten sie zeitlich vor den letzteren auftreten, was aber keineswegs der Fall ist. — Untersucht man ferner das Peritoneum von Salamanderlarven von 50—60 mm Länge, so findet man in denselben die dunklen Pigmentzellen schon in relativ derselben (oder vielleicht noch grösserer) Menge und Anordnung wie beim erwachsenen Thiere; die hellen Zellen sind dagegen in einer so grossen Anzahl vorhanden, dass — wenn aus ihnen sich die dunkeln entwickeln sollten — das Peritoneum älterer Larven und des erwachsenen Salamanders ganz und gar von den letzteren erfüllt und daher vollständig schwarz sein müsste. — Ein histologischer von Reinke selbst beschriebener Unterschied liegt ferner darin, dass nach der Depigmentation sich wohl die dunkeln, nicht aber die hellen Körner färben lassen. — Endlich besteht ein sehr auffallender, nicht zu unterschätzender physiologischer Unterschied zwischen beiden Zellarten: Während die dunkeln Pigmentzellen durch Wärmeeinfluss in ganz colossaler Weise sich verändern, indem sie sich vollständig zusammenziehen, bleiben hierbei die hellen ganz unverändert und treten daher bei den durch Wärme hell gewordenen Larven weit schöner und deutlicher hervor als bei den dunkeln. Dies gilt sowohl von der Haut — wie erwähnt wurde — als auch namentlich vom Peritoneum. Hier ist der Gegensatz wegen der viel grösseren Menge von hellen Pigmentzellen ein ganz besonders auffallender: Bei den dunkeln Larven wird das Peritoneum von dem dichten Netze der dunkeln Pigmentzellen erfüllt, aus dem nur stellenweise die Körper der hellen Zellen hervortreten; bei den hellen Larven dagegen finden sich nur stellenweise die zu kleinen schwarzen Kugeln zusammengezogenen dunkeln Pigmentzellen, und die nunmehr weiten Zwischenräume derselben sind gänzlich von den vollständig unveränderten hellen Zellen ausgefüllt, deren Zellleib und -Kern nun deutlich zu Tage tritt.

In der Haut nun finden sich die hellen Pigmentzellen besonders reichlich dort, wo später die gelben Flecke auftreten; beim erwachsenen Thiere finden sich an diesen Stellen — abgesehen von den gelben Pigmentkörnchen im Epithel — dichte Netze ganz ähnlicher heller Zellen im Bindegewebe. Es liegt daher die Vermuthung viel näher, dass die hellgelben Zellen zur Bildung

des gelben und nicht des schwarzen Pigmentes in Beziehung stehen.

Nun ist es allerdings richtig, dass diese Zellart im Peritoneum nur bei Larven, nicht beim erwachsenen Thiere vorkommt. Es bleibt zur Erklärung dieser Thatsache — wenn man den Standpunkt Reinke's nicht theilt — nur die Annahme übrig, dass diese Zellen des Peritoneums im Verlaufe der Entwicklung zu Grunde gehen. In der That sind sie z. B. auch bei Larven, die in Metamorphose begriffen sind, schon viel spärlicher als in früheren Epochen [1]).

Wenn man daher der Ansicht Reinke's von der Umbildung der einen Zellart in die andere nicht beipflichten kann, so spricht dagegen vieles für die Anschauung, dass das Pigment in der Zelle an ein Substrat, an „Pigmentbildner" gebunden ist, durch oder in welchen es entsteht. Allerdings darf man nach dem Obigen als „Pigmentbildner" nicht die Inhaltskörper jener hellen Zellen auffassen. Als solche sind vielmehr die der dunkeln Zellen selbst viel eher anzusprechen. Spricht für diese Anschauung, allgemeiner gefasst, schon die Thatsache, dass sich das Pigmentkorn der (dunkeln) Zellen vom Pigment befreien und dann färben lässt, so spricht für sie (in der erwähnten Modification) auch die Entwicklung der Pigmentkörnchen selbst. Sowohl im Peritoneum als auch in der Haut von Salamanderlarven (besonders an der Seite des Rumpfes) findet man neben den von dunkelbraunen bis schwarzen Körnchen durchsetzten Pigmentzellen (*cp*) der Cutis auch solche, welche auf hellem Grunde eine viel spärlichere Anzahl von Körnchen aufweisen (Fig. 5 [2]). Diese Zellen sind kleiner als die ersteren, sie finden sich reichlicher bei jüngeren Larven und so ist der Schluss wohl gerechtfertigt, dass sie Vorstufen der dunkeln, grösseren Pigmentzellen darstellen. Zwischen beiden

1) Der Umstand, dass eine im Larvenleben so zahlreich verbreitete Zellart später verschwindet, hat gewiss einiges Befremdende an sich. Da jedoch die Pigmentzellen überhaupt, und im Peritoneum ganz besonders wohl nicht allein (wenn überhaupt) optischen Funktionen dienen werden, so wäre es ja möglich, dass diese Zellart nur in Jugendstadien, nicht in späterer Zeit, eine Funktion besitzt und daher später schwindet.

2) Ich erwähne ausdrücklich, dass hiermit nicht die früher besprochenen hellen Zellen (Fig. 3 und 4, *g p*) gemeint sind.

findet man auch in der That alle Arten von Uebergangsformen mit Leichtigkeit, unter anderen des öfteren auch solche, wie es Fig. 6 zeigt, bei denen die eine Hälfte der Zelle noch hell die andere schon in Folge der grösseren Menge (und — wie gleich besprochen werden wird — Schwärze) der Pigmentkörnchen dunkel ist.

Untersucht man nun die Pigmentkörnchen in diesen beiden Zellformen, so findet man einen Unterschied insoferne, als die spärlichen Körnchen der einen Zellart viel heller erscheinen als die der anderen. Form und Grösse sind annähernd dieselben, aber die Farbe der Körnchen in den dunkleren, weiter entwickelten (reicher verzweigten) Zellen ist eine dunklere.

Ganz ähnliche Befunde liefert die Untersuchung der Entwicklung des Retinapigmentes, z. B. bei Tritonlarven: Es ist in frühen Stadien viel heller als in späteren.

Die Entwicklung des Pigmentes geht also in der Weise vor sich, dass sich innerhalb der (späteren) Pigmentzellen in immer reichlicherer Weise Körnchen entwickeln, welche anfangs lichter sind und erst später — während gleichzeitig die Zelle grösser und reicher verzweigt wird — die dunkle Farbe annehmen. Diese helleren Körnchen könnte man als „Pigmentbildner" bezeichnen, durch deren specifische Umwandlung oder durch deren Durchsetzung mit einem Farbstoffe erst die für die dunkeln Pigmentzellen charakteristischen Körnchen entstehen. — Diese Art der Entwicklung sowie der nicht seltene in Fig. 6 dargestellte Fall der verschiedenen Ausbildung des Pigmentes in den beiden gewiss unter gleichen Verhältnissen (Circulation u. s. w.) sich befindlichen Hälften einer und derselben Zelle spricht dafür, dass das Pigment vorwiegend durch eine specifische Zellthätigkeit, also auf metabolischem Wege entsteht.

Wie die Fig. 3 zeigt, findet man wiederholt unter den epithelialen — weniger unter den Cutis — Pigmentzellen solche, welche, obwohl ebenso reich verzweigt, also wahrscheinlich ebenso alt als ihre Nachbarn, dennoch viel heller und spärlicher mit Pigmentkörnchen durchsetzt erscheinen. Bei erwachsenen Thieren stösst man — wie bekannt — wiederholt auf mitten unter schwarzen Pigmentzellen gelegene viel weniger pigmentirte Zellen. Diese Thatsachen erlauben wohl den Schluss, dass die Pigmentzellen ihren Pigmentgehalt zu ändern vermögen, also eine wechselnde metabolische Thätigkeit entfalten.

Literatur.

1. Ballowitz, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LVI, 1893.
2. Derselbe, Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biolog. Centralbl. Bd. XIII, 1893.
3. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891.
4. Biedermann, Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 51, 1892.
5. Brücke, Ueber den Farbenwechsel der Chamaeleonen. Sitzgber. d. Wiener Akad. 1851, Bd. VIII.
6. Derselbe, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamaeleons. Sitzgber. d. Wiener Akad. 1852, Bd. IV.
7. Ehrmann, Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Untersuchungen am Farbenwechsel der Amphibien. Arch. f. Dermat. u. Syph., 1892.
8. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Zeitschr. d. naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein. 1875 (cit. nach Lode).
9. Hermann, Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strom. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 39, 1886.
10. Keller, Ueber den Farbenwechsel des Chamaeleons und einiger anderer Reptilien. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 61.
11. Leydig, Ueber die äusseren Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. IX, 1873.
12. Derselbe, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XII, 1876.
13. Lister, On the Cutaneous Pigmentary System of the Frog. Philos. Transact. Vol. 148, 1859 (cit. nach Biedermann u. a.).
14. Lode, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitzgsber. d. Wiener Akad. Bd. XCIX, 3. Abthlg., 1890.
15. Pouchet, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journal de l'anatomie et de la physiol. 1876.
16. Reinke, Zellstudien. C. Ueber Pigment, seine Entstehung und Bedeutung. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 43, 1894.
17. Steinach, Ueber den Farbenwechsel bei niederen Wirbelthieren, bedingt durch directe Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. Centralbl. f. Physiol. 1891.
18. Wittich, Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche; ihre physiolog. und pathol. Veränderungen. Arch. f. Anat. u. Physiol., hrsg. von Müller. 1854.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVII.

Fig. 1. In kaltem Wasser gehaltene Salamanderlarve.
Fig. 2. Durch Wärme helle Larve.
Fig. 3. Flächenbild der Haut einer in kaltem Wasser gehaltenen Salamanderlarve. E = Epithelzellen; L = Leydig'sche Zellen; ep = epitheliale; cp = Cutis-Pigmentzellen; gp = hellgelbe Pigmentzellen.
Fig. 4. Flächenbild der Haut einer hellen Larve. Bezeichnungen wie bei Figur 3.
Fig. 5 und 6. Pigmentzellen aus der Haut einer normal gefärbten Salamanderlarve.

(Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.)

Ueber eine Verbindungsweise der Neuronen.

Nebst Mittheilungen über die Technik und die Erfolge der Methode der subcutanen Methylenblauinjection.

Von

Semi Meyer.

Hierzu Tafel XXXVIII.

In der Verfolgung meiner Versuche, durch subcutane Anwendung des Methylenblaus die Elemente des Centralnervensystems ebenso vollständig darzustellen wie mit den Golgischen Verfahren, ist es mir gelungen, die Methode in ungeahnter Weise zu vervollkommnen, und ich will im folgenden, bevor ich zum eigentlichen Gegenstande dieser Arbeit übergehe, zunächst die Technik der Methode und ihre bisherigen Ergebnisse besprechen.

Die Mittel zur Weiterführung meiner Studien verdanke ich einer Empfehlung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. O. Hertwig an das Curatorium der Gräfin Bose-Stiftung und

der Liberalität, mit der er mir die Mittel seines Institutes zur Verfügung stellte. Ich spreche ihm dafür meinen herzlichsten Dank aus.

Wie ich in meiner ersten Veröffentlichung über die Methode[1]) hervorhob, hängt der Erfolg der Injection einmal von der Menge des Farbstoffes ab, den man einführen kann, und dann von der Länge der Zeit, die ihn das Thier erträgt. Allein meine weiteren Versuche zeigten, dass der erstere Factor der bei weitem wichtigere ist, und ich wandte einmal stärkere Lösungen an und kürzte dann auch die Pausen zwischen den einzelnen Injectionen ab. Jetzt verwende ich nur noch wässerige Lösungen, die bei Körpertemperatur gesättigt sind und 5—6 % Methylenblau enthalten. Nach wie vor verwende ich das Präparat BX, doch sind die anderen Präparate natürlich nicht auszuschliessen.

Bei der Injection dieser starken Lösungen beobachtete ich, dass die Thiere seltsamerweise davon fast ebenso grosse Mengen ertragen als von den fünfmal schwächeren, und wenn man die Pausen zwischen den Injectionen abkürzt, kann man oft noch grössere Mengen einwirken lassen. Es genügt, wenn die Pausen so gewählt sind, dass die Gesammtmenge, die das Thier voraussichtlich ertragen wird, in 1—2 Stunden eingeführt wird. Die Quantitäten, die ich injiciren konnte, waren folgende: Eine erwachsene Katze erhielt 150 cbcm der gesättigten Lösung und ging daran noch nicht zu Grunde, doch war der Erfolg bei diesem Versuche ein vorzüglicher. Mehrere Wochen alte Kaninchen vertrugen 30—50 cbcm, ausgewachsene Meerschweinchen ebenso viel, neugeborene Katzen 15—25 cbcm, ebensolche Kaninchen 10—20, und neugeborene Meerschweinchen, in denen ich die günstigsten Objecte fand, ertrugen 8—15 cbcm. Die Thiere kamen dabei in einen comatösen Zustand und wurden immer schwächer, bis das Leben erlosch.

Ich muss bei dieser Gelegenheit wieder auf die Frage nach dem Wesen der Methylenblauwirkung zurückkommen, denn meine Ausführungen in der früheren Veröffentlichung haben manchen Widerspruch erfahren. Ich erkläre mir die Erfolge meiner Modification in der Anwendung der Methode damit, dass bei

1) Archiv für mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 46, 1895, S. 282.

dieser Anwendungsweise der Farbstoff wie bei keiner anderen auf die lebende Zelle und Faser einwirken kann. Dem steht die von Feist[1]) ausgesprochene, aber durchaus nicht bewiesene Behauptung entgegen, dass die Methylenblaufärbung eine Absterbeerscheinung sei, während sie von Ehrlich doch als eine vitale Reaction beschrieben wurde. Nun muss man aber bei den Centralorganen die vitale Methylenblaureaction streng scheiden von den verschiedenen Färbungen mit demselben Farbstoff am frischen und gehärteten Object. Denn bei diesen Methoden wirkt der Körper eben nur als Farbstoff, wenn auch in mancher Beziehung in eigenartiger Weise; die vitale Reaction dagegen ist die Bindung eines Körpers, zu dem das nervöse Gewebe irgend eine, allerdings noch nicht definirbare, Affinität besitzt. Und diesen Vorgang der „Bindung" des Methylenblaus muss ich nach meinen Versuchen als eine Reaction des lebenden nervösen Gewebes hinstellen. Denn im Momente des Absterbens trifft das Methylenblau die Zellen auch bei jeder directen Injection in die Gefässbahn, und doch ist damit bekanntlich bei höheren Thieren die Reaction nicht hervorzurufen. Nun ist es Herrn Dr. Rudolph Krause hier im Laboratorium gelungen, ähnliche Bilder, wie die meinigen dadurch zu erzielen, dass er in eine Vene kleinere Mengen des Farbstoffes in Pausen einbrachte und dabei das Versuchsthier längere Zeit am Leben erhielt. Bei diesem Vorgehen sind dieselben Bedingungen für den Eintritt der Reaction vorhanden, wie bei der Resorption vom Unterhautgewebe, und diese Versuche scheinen mir daher ein neuer Beweis für meine Behauptung zu sein.

Vor allem aber wäre die Wirkung des Methylenblaus auf das ganze Thier gar nicht zu verstehen, wenn man nicht annähme, dass es die gesunde Nervenzelle angreift und dann allerdings schädigt und schliesslich tödtet; denn alle Erscheinungen, die die Thiere zeigen, sprechen dafür, dass es lediglich die nervösen Centralorgane sind, auf die das Methylenblau einwirkt. Und wenn es die Zellen überhaupt angreift, muss es doch in sie eindringen und aufgenommen werden.

Dass eine andere als die ursprüngliche Auffassung von Ehrlich überhaupt entstehen konnte, ist eine Folge der Eigen-

1) Archiv für Anat. u. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1890.

thümlichkeit des Methylenblaus, dass es in reducirter Form nicht sichtbar ist. Nun muss aber der Farbstoff, so lange er an eine lebende Zelle gebunden ist, diese unsichtbare reducirte Form aufweisen, denn die lebende Zelle besitzt offenbar eine höhere Affinität zum Sauerstoff als das Methylenblau. Stirbt dann das Gewebe ab, so giebt es wieder soviel Sauerstoff ab, dass eine Oxydation des Methylenblaus stattfindet, und nun wird der vorher schon in der Zelle und Faser vorhandene Farbstoff erst sichtbar. Es wird also die Oxydation mehr oder weniger mit dem Augenblick des Absterbens zusammenfallen.

Bis jedoch die Oxydation stattfindet, vergeht immer eine gewisse Zeit, und wenn die Bindung des Farbstoffes ebenfalls mit dem Momente des Absterbens zusammenfiele, so wäre ja gar nicht einzusehen, warum nicht eine ebenso vollständige Färbung des ganzen Neurodendron an Stücken zu erreichen sein sollte, die dem lebenden oder eben getödteten Thiere entnommen sind. Und doch versagt dieser Versuch bei dem Gehirn höherer Thiere. Die nervösen Elemente niederer Thiere scheinen längere Zeit ausserhalb des Orgnismus am Leben zu bleiben; auch kann ja hier der Farbstoff leichter ohne bedeutendere Schädigung des ganzen Organismus direct in die Blutbahn eingebracht werden.

Was die Fixirungstechnik betrifft, so hat mich Herr Dr. Rudolph Krause ermächtigt, eine von ihm gefundene Vereinfachung mitzutheilen, dass nämlich die Verwendung von Wasserstoffsuperoxyd überflüssig ist. Ich habe mich bald überzeugt, dass dasselbe für das Centralnervensystem sogar eher schädlich ist, denn seitdem ich ohne dasselbe fixire, ist der Hauptübelstand der Fixirungsmethode, das Diffuswerden der Randpartien der Stücke sehr viel weniger hervorgetreten, und ich möchte fast annehmen, dass das starke Oxydationsmittel etwas bleichend gewirkt hat.

Ich will die Technik der Methode an einem Beispiele zusammenfassen: Einem neugeborenen Meerschweinchen werden in Pausen von $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde je 2 cbcm einer wässerigen Lösung von Methylenblau BX, die bei Körpertemperatur gesättigt ist, unter die Haut gebracht. So wie das Thier todt ist, was nach der 3.—6. Injection der Fall sein wird, wird das Gehirn, das man in nicht mehr als 2—3 Stücke zu zerlegen braucht, eingelegt in: 10 gr Amm. molybd. + 100 cbcm Wasser + 10 Tropfen

officineller Salzsäure. Die Flüssigkeit muss vorher auf 0^0 Grad abgekühlt sein, und in der kalt gehaltenen Lösung bleiben die Stücke bis zum nächsten Tage, werden zwei Stunden in fliessendem Wasser ausgewaschen, kommen auf je $^1/_2$—1 Stunde in jeden Alkohol und bleiben im absoluten, der mehrmals gewechselt wird, bis zum nächsten Tage. Es ist durchaus zu empfehlen, den Alkohol ebenfalls auf Eis zu stellen, es löst sich dann darin keine Spur der Verbindung und man kann bequem sehr grosse Stücke entwässern. Das dann folgende Xylolbad muss durchaus gewechselt werden, damit kein Alkohol in den Wärmeschrank mitgenommen wird. Ich schliesse daran sofort die Paraffineinbettung an, die auch bei grossen Stücken in 2—4 Stunden vollendet sein kann, da ja doch nur dicke Schnitte angefertigt werden. Diese werden nur im Xylol vom Paraffin befreit und in Canadabalsam oder Damarharz eingebettet, die in Xylol gelöst sind.

Die Haltbarkeit der Präparate scheint eine vorzügliche zu sein. In den ersten Wochen werden die Bilder noch schärfer, indem der Balsam das Gewebe gleichmässiger durchdringt. Auch von meinen ersten Präparaten, die doch inzwischen fast ein Jahr alt sind, hat kein einziges gelitten. Die Angabe Bethe's, der seine Präparate sich öfter hat trüben sehen, habe ich nie bestätigt gefunden, und es ist auch sonst im Laboratorium nichts Aehnliches beobachtet worden.

Die wesentlichen Eigenschaften der Färbung habe ich in meiner ersten Veröffentlichung bereits besprochen. Bei den weiteren Versuchen hat sich aber doch mehr Abwechslung in den Resultaten ergeben, als ich erwartet hatte. Namentlich habe ich oft Präparate erzielt, in denen die Nervenfasern am meisten hervortreten und manchmal so reichlich gefärbt sind, dass die Bilder lebhaft an Weigert'sche erinnern. Auch von zelligen Elementen ist mir indess die Darstellung vieler früher vermisster, auch kleinerer Formen gelungen, wenn auch in allen Objecten die grossen Zellen den Farbstoff am meisten gebunden haben. An gewissen Objecten gelingt aber manchmal sogar die Darstellung fast sämmtlicher Zellen und Fasern. Ich will das Genauere im folgenden von jedem Hirntheile besonders berichten, muss aber zunächst noch einige Punkte von allgemeiner Bedeutung besprechen.

Der auffälligste Unterschied zwischen den Methylenblau- und den Golgibildern ist das Fehlen jeglicher Gliafärbung bei den ersteren. Ich habe darauf schon früher kurz hingewiesen, habe aber inzwischen an einer grossen Anzahl von Präparaten aller Theile des Centralnervensystems die Färbung der Glia so regelmässig vermisst, dass ich nicht anstehe, eine gesetzmässige Eigenthümlichkeit der vitalen Methylenblaureaction darin zu sehen, dass sie nur auf die nervöse Substanz beschränkt ist. Grade durch diese Eigenschaft unterscheidet sich aber die vitale Reaction an den Centralorganen sehr scharf von Methylenblaufärbungen des absterbenden oder todten nervösen Gewebes. Denn selbst bei der Methode von Kronthal[1]), der möglichst frisches Material ohne jede Fixirung auf dem Objectträger färbt, stellt sich, wie ich selbst an seinen Präparaten gesehen habe, eine reichliche Färbung der Gliakerne ein. Auch kommt schon bei dieser Methode die Zelle unvollständig, dafür aber eine fibrilläre Struktur zur Darstellung, von der ich an meinen Bildern ebenso wenig jemals etwas gesehen habe, wie von der Nissl'schen Struktur.

An den Ependymzellen habe ich öfter beobachtet, dass der dem Ventrikel anliegende Zellleib mit dem Kern sich etwas bläut. Aber ich glaubte darin keine vitale Reaction erblicken zu müssen, vielmehr nahm ich an, dass in die Ventrikelflüssigkeit ausgeschiedener Farbstoff hier nach dem Tode eine diffuse Färbung erzeuge. Als mir jedoch Herr Dr. Krause von dem Objecte, an dem es ihm bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung gelungen ist, durch directe Injection die Reaction hervorzurufen, eine vollständig gefärbte Ependymzelle zeigte, bin ich hierüber wieder zweifelhaft geworden, und ich muss die Frage noch offen lassen, ob das Ependym vitale Methylenblaureaction zeigt.

Der grosse Nachtheil der Golgi'schen Methoden, dass sie nur die marklosen Nervenfasern darzustellen vermögen, fällt bei der Methylenblaumethode natürlich weg, und es war mir daher ein Leichtes, viele Verhältnisse, die bisher nur an Embryonen und neugeborenen Geschöpfen beobachtet worden sind, auch bei ausgewachsenen Thieren aufzufinden. Vor allem betrifft dies die Collateralen, die ich aller Orten, wo sie bisher nur an noch nicht

1) Neurol. Centralbl. 1890. Nr. 2.

markhaltigen Fasern gesehen worden sind, auch bei ausgewachsenen Thieren nachweisen konnte. Und zwar gelingt die Färbung derselben am Grosshirn und Rückenmark ziemlich leicht, wenn auch oft genug nur unvollkommene und sehr blasse Bilder zu erzielen sind.

Eine Eigenschaft, die die Methode mit der Golgi'schen theilt, ist die Auswahl, die sie meist unter einer grossen Zahl von Zellen, auch von gleichartigen trifft, und es hatte der Gedanke etwas Bestechendes, dass vielleicht die Auswahl, die beide Methoden treffen, dieselbe sein und bei beiden also ein gleicher Functionszustand das Eintreten der Reaction hervorbringen könnte. Es schien mir der Mühe werth, diese Frage näher zu prüfen, und das gelang mir auch, indem ich beide Methoden an demselben Object combinirte. Die Verbindung des Methylenblaus mit der Molybdänsäure wird durch Chromsalze nicht zerstört, und durch Osmium entsteht ein noch günstigerer Körper. Auch kann man die Stücke für kurze Zeit der Arg. nitr.-Wirkung aussetzen. An solchen nach beiden Methoden behandelten Objecten konnte ich nun sehen, dass andere Elemente die Golgi'sche Reaction zeigten, als die mit Methylenblau gefärbten. Andrerseits ist aber auch kein Gegensatz zwischen den Elementen, die jeder der beiden Methoden zugänglich sind, denn manchmal wurden auch die gefärbten Zellen noch geschwärzt, wie ich an unvollständig imprägnirten Beispielen sah. Nun kommen ja allerdings viele Zellen vielleicht in anderem Functionszustand zur Fixirung, als sie das Methylenblau trifft, allein dass beide Reactionen ganz willkürlich auswählten, spricht doch dagegen, dass die Wahl bei beiden demselben Functionszustand gilt. — Meine Hoffnung, aus denselben Präparaten über das Verhältniss der Zellen zu einander neue Aufschlüsse zu erhalten, gingen leider nicht in Erfüllung, die Methylenblaubilder litten doch zu sehr unter der Chrom-Silberbehandlung. Vielleicht ist es aber doch der Mühe werth, die Versuche nach dieser Richtung noch fortzusetzen.

Auf eine Eigenschaft der Reaction an den Centralorganen habe ich noch gar nicht hingewiesen, die nämlich, symmetrisch gebaute Theile auch genau symmetrisch darzustellen. Die Symmetrie geht dabei so weit, dass auch die Stärke der Färbung auf beiden Seiten in denselben Theilen fast immer genau die

gleiche ist. Vielleicht liesse sich die Methode auf Grund dieser Eigenschaft auch zu Studien über Zelldegenerationen verwerthen.

Die übrigen allgemeinen Eigenschaften der Färbung habe ich bereits in der früheren Veröffentlichung eingehend beschrieben, ebenso einen Vergleich mit den Golgi'schen Bildern angestellt. Ich muss auch jetzt wieder hervorheben, dass ich in der grossen Anzahl von Präparaten aller Theile des Centralnervensystems nirgends eine Andeutung des Zackenbesatzes an den Dendriten gefunden habe. In allen anderen Punkten dagegen habe ich auch weiterhin die Methylenblaubilder mit den Golgi'schen so übereinstimmend gefunden, dass mir jeder Zweifel an der Zuverlässigkeit der letzteren ungerechtfertigt erscheinen muss. Denn eine einwandfreiere Bestätigung kann doch die auch in allerjüngster Zeit wieder lebhaft angegriffene Methode nicht finden, als dass ihre Resultate mit denen der doch gewiss über jeden Zweifel erhabenen Methylenblaumethode so vollständig übereinstimmen, wie es sich thatsächlich zeigt. Ich habe an jedem Object Vergleiche zwischen beiden Methoden anzustellen mich bemüht, und so weit es anging, meinen Versuchsthieren möglichst nahe kommende Exemplare gleichzeitig den verschiedenen Modificationen der Golgi'schen Methode unterworfen. Die Uebereinstimmung ist überall so gross, dass ein gegentheiliger Befund mir der sorgfältigsten Prüfung zu bedürfen scheint.

Die einzelnen Theile des Centralnervensystems weisen folgende Eigenthümlichkeiten auf:

Im Bulbus olfactorius erhielt ich bei den meisten Versuchen zunächst eine Färbung der Mitralzellen, und zwar wie von fast allen Theilen nur bei einer Minderzahl eine vollständige Färbung aller Ausläufer, eine grössere Anzahl Zellen unvollständig und gar nicht gefärbt. Daneben färbte sich meist auch eine grössere oder geringere Zahl der sogenannten Körnerzellen mehr oder weniger vollständig, und zwar besonders häufig eine grosse Anzahl um die Glomeruli gelegener Zellen, die ich auf den Abbildungen und schematischen Darstellungen vermisse.

Ich mache bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam, dass der Eintritt der Reaction bei diesen Zellen beweist, dass dieselben keine Gliazellen sein können. Ob es Ependymzellen sind, muss ich nach den obigen Auseinandersetzungen unentschieden lassen.

Jedenfalls bietet aber die Methylenblaumethode Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser von v. Kölliker auf dem letzten Anatomencongress angeregten Frage. — Die Glomeruli selbst erhalten gewöhnlich eine geringe diffuse Bläuung, doch ist mir in einigen Fällen die Darstellung des sie füllenden Fasergewirres ausgezeichnet gelungen.

Die Grosshirnrinde ist das dankbarste Object für die Versuche, denn sie giebt wenigstens in einzelnen Teilen fast immer gute Resultate. Das Bild, welches sich hier gewöhnlich bietet, habe ich früher beschrieben. Doch habe ich seitdem auch Bilder erhalten, in denen wohl die meisten Zellen, wenn nicht überhaupt alle, und zwar zum grössten Theil sehr gut gefärbt sind. Daneben färben sich meist noch eine grosse Anzahl von Nervenfasern mit zahlreichen Collateralen, die nach der Peripherie aufsteigen. Auch centripetal leitende Fasern habe ich oft gesehen, und in einigen Versuchen erhielt ich an der Grosshirnrinde das ganz vom Typischen abweichende Resultat, dass die zelligen Elemente vollständig zurücktraten gegen die Nervenfasern und Collateralen. Hier waren die nach der äussersten Schicht aufsteigenden und dann der Oberfläche entlang laufenden Fasern besonders reich und schön dargestellt.

Die grössten Schwierigkeiten dagegen bietet das Ammonshorn, an dem die Färbung wie nirgends sonst eine Neigung zum Diffuswerden zeigt, so dass ich nur selten einigermaassen befriedigende Bilder erhalten konnte. So weit dieselben aber gelangen, gilt von ihnen alles soeben über die Bilder von der Grosshirnrinde Gesagte.

Die früher gegebene Beschreibung der typischen Bilder der Kleinhirnrinde passt auch für die meisten meiner späteren Präparate. Doch habe ich an einzelnen Objecten auch die kleineren Zellarten, die sich hier finden, wenigstens annähernd vollständig gefärbt gefunden; nur ihre Nervenfortsätze bieten die grössten Schwierigkeiten, und ich konnte daher über den Nervenfortsatz der kleinen Zellen der Molekularlage ebenfalls nichts ermitteln. Ebensowenig ist es mir bisher gelungen, die Faserkörbe um die Purkinje'schen Zellen zu färben. Dagegen habe ich auch vom Kleinhirn öfter Bilder bekommen, die sehr lebhaft an Weigert'sche erinnern, so reichlich ist die Färbung der Fasern. Natürlich sind auch hier bei erwachsenen Thieren zahlreiche Collateralen

zu sehen. — Sehr schön und leicht färben sich auch die grossen Zellen der Kleinhirnganglien.

Die Hoffnung, viele bisher vermisste Elemente doch noch bei weiteren Versuchen der Reaction zugänglich zu finden, wird durch meine jetzigen Resultate am Rückenmark bestärkt, an dem ich bei den ersten Versuchen fast vollständig gescheitert war, von dem ich aber jetzt viele Präparate besitze, die die Methode zu empfehlen geeignet sind. Die grossen Zellen treten hier sogar nicht so oft in der einseitigen Weise hervor wie im Gehirn, vielmehr färbt sich meist eine grosse Anzahl von Zellen und mitunter wohl alle, natürlich die einen vollständiger als die anderen. Ganz besonders bevorzugt von der Reaction aber sind hier die Fasern, die ein- und austretenden Wurzelfasern sowohl, als besonders die Längsfasern der weissen Substanz mit ihren Collateralen. Dadurch dass von allen Zügen nur wenige Fasern die Färbung annehmen, wird das Bild sehr übersichtlich.

Die schönsten und vollständigsten Bilder habe ich bis jetzt am Pons und der Medulla oblongata erzielt. Bei kleineren Gehirnen ist es ein Leichtes, das ganze Mittel-, Hinter- und Nachhirn in einem Stück zu entwässern, einzubetten und eine vollständige Serie davon herzustellen. Auch an weniger gelungenen Objecten fand ich hier gewöhnlich noch sämmtliche Hirnnerven und von ihren Ursprungs- resp. Endkernen die grosszelligen mehr oder weniger schön gefärbt. An gelungenen Präparaten treten die genannten Elemente dann ausgezeichnet hervor, und dazu kommt dann noch eine Auswahl aus allen anderen vorhandenen. An einigen Serien zeigt die Substantia reticularis eine sehr schöne Färbung aller ihrer grossen Zellen, eine andere dagegen besitze ich, an der von diesen Zellen gar nichts zu sehen ist, dafür aber das zierliche Gitterwerk der Fasern dargestellt ist. Ferner zeigen die grossen Zellen der Oliven und ihrer Nebenkerne sehr häufig die Reaction, in der Vierhügelgegend die Kerne dieser Bildungen, und besonders in den Hirnschenkeln neben den Oculomotoriuskernen der rothe Haubenkern. Von Fasersystemen ist besonders das Corpus trapezoides der Reaction leicht zugänglich. Aber immer habe ich hiervon, wie an vielen anderen Stellen, nur eine kleinere Anzahl von Fasern gefärbt gefunden. Dadurch wird die Verfolgung der Fasern sehr erleichtert, und hierzu kommt noch der Vortheil, dass man ausserordentlich dicke Schnitte sehr

gut durchsichtig erhalten kann. Ich stellte die Schnitte meiner letzten Serien 125 μ dick her, würde aber bei Objecten, die für das Studium des Faserverlaufes geeignet erscheinen, noch weiter zu gehen empfehlen.

Von der Retina habe ich öfters sehr schöne Bilder gesehen, nur versagt bei solch dünnen Stückchen die Bethe'sche Fixation öfters als an grossen, wo ich übrigens ein fast vollständiges Versagen der Methode auch einmal beobachtet habe.

Schliesslich scheint auch das peripherische Nervensystem bei den Injectionen mit der gesättigten Lösung nicht so unzugänglich für die Reaction zu sein wie bei meinen früheren Versuchen, wenigstens habe ich vom Gehörorgan und der Zunge ausgezeichnete Bilder gesehen.

Bei dem Studium der Serien vom Pons und der Medulla oblongata bin ich auf eine Bildung gestossen, die mir einer gesonderten Beschreibung werth erscheint, nämlich auf eine eigenthümliche Endigungsweise von Fasern im Trapezkern. Die Bilder, die mir hier an mehreren Serien von verschiedenen Thieren begegneten, weichen so sehr von den Beschreibungen und Abbildungen sowohl desselben nach der Golgi'schen Methode dargestellten Objectes, als auch von allen anderen ähnlichen Bildern ab, dass ich es für gerechtfertigt halte, wenn ich im Folgenden meinen Befund ausserhalb des Zusammenhanges, in dem ich auf ihn gestossen bin, eingehender bespreche.

Die Fig. 1 der Tafel stellt einen Theil des Trapezkerns dar aus einer Serie vom neugeborenen Meerschweinchen. Der für die Abbildung gewählte Schnitt trifft den austretenden Abducens, zwischen dessen Fasern die fraglichen Gebilde zu sehen sind. Man sieht die Zellleiber der Trapezzellen sehr schwach gefärbt, nur an wenigen ist ein Dendrit angedeutet. An die meisten Zellen tritt eine ausserordentlich dicke und sehr stark gefärbte Nervenfaser heran und theilt sich entweder dicht an der Zelle oder schon in einiger Entfernung von ihr in mehrere Aeste, die die Zelle von allen Seiten umfassen, sich dicht an ihre Oberfläche anlegen und dabei eigenthümliche, theils kugelförmige, theils längliche Anschwellungen zeigen, die sehr lebhaft an ähn-

liche Gebilde in peripherischen Nervenendapparaten erinnern. Das ganze Bild weicht dadurch sehr von allen sonst am Centralnervensystem dargestellten ab, und doch ist dieselbe Bildung mit den Golgi'schen Verfahren bereits mehrfach dargestellt und beschrieben worden.

Ich finde in v. Kölliker's Handbuch die Angabe, dass die Axencylinder der Trapezzellen um ihre Zellen in eine dichte Verästelung auszulaufen scheinen, so dass das Bild an die Faserkörbe um die Purkinje'schen Zellen erinnert. v. Kölliker deutete also die Nervenfaser als den Axencylinder derselben Zelle, wovon natürlich nach meinen Präparaten gar nicht die Rede sein kann. In seinen Präparaten war offenbar die Faserverzweigung niemals ohne die darin liegende Zelle imprägnirt, und man wird die falsche Deutung des Bildes sehr wohl verstehen, wenn man bedenkt, dass die Silberimprägnirung keine Nüancen in der Stärke der Färbung gibt. Weniger zu verstehen sind die Abbildungen, die Held [1]) von den fraglichen Gebilden gibt. Er hat offenbar isolirte Imprägnationen der Fasern erhalten, was er aber abbildet, erinnert nicht entfernt an meine Methylenblaubilder.

Natürlich mussten unter diesen Umständen meine Bemühungen darauf gerichtet sein, was ich mit der Methylenblaumethode gefunden hatte, auch mit der Golgi'schen darzustellen, und nach mehreren erfolglosen Versuchen ist es mir, als ich bereits meine Arbeit sonst abgeschlossen hatte, schliesslich noch gelungen, an zwei Gehirnen von mehrere Wochen alten Kaninchen, die nach der langsamen Golgi'schen Methode behandelt waren, dasselbe Gebilde aufzufinden. In Fig. 3. habe ich Beispiele aus den Schnittserien, die ich von den Objecten herstellte, wiedergegeben.

Die Uebereinstimmung beider Bilder ist eine fast vollständige. Sie weichen nur in einem wichtigen Punkte von einander ab; man könnte nämlich nach den Bildern, welche mit der Chrom-Silberbehandlung zu erzielen sind, zu der Ansicht kommen, dass die einzelnen Aestchen des Korbes unter einander anastomosieren, was nach den Methylenblaubildern nicht der Fall ist. Ich stehe nicht an, in diesem Punkte die letztere Methode für die maassgebendere zu halten, denn bei der Imprägnation werden die oft nur sehr

1) Held, Die centrale Gehörsleitung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1893.

kleinen Zwischenräume zwischen den Endknöpfchen der Aeste sehr leicht von dem Niederschlag ausgefüllt werden, der auf den Fasern stattfindet.

Bevor mir die Imprägnation des Objectes gelungen war, war ich nicht ganz gewiss, ob die grösseren und kleineren Anschwellungen, die die Aestchen in ihrem Verlaufe und an ihren Enden zeigen, nicht etwa den Varikositäten gleich zu setzen seien, die sich bei der Methylenblaueinwirkung oft an den Fasern nach dem Tode einstellen. Allerdings ist die Aehnlichkeit dieser Anschwellungen mit jenen unzweifelhaften Kunstproducten keine grosse. Denn man erkennt an den Varikositäten meist, dass sie erst nach der Aufnahme des Farbstoffes entstandene Leichenveränderungen sind. Es sieht aus, als wäre die Faser etwas auseinander geflossen, die Färbung ist meist verwaschen. Hier dagegen sind die Fasern und die Anschwellungen ganz gleichmässig gefärbt. Dazu entstammen die gezeichneten Beispiele einer Serie, in der die Nervenfasern überall vollkommen glatt sind. An ganz guten Präparaten, die im richtigen Augenblick fixirt sind, finde ich nämlich die Varikositäten gar nicht.

Ferner verbietet auch die wechselnde Grösse der Anschwellungen, sie mit den Varikositäten an den Nervenfasern gleichzusetzen. Denn an einer Faser sind die Varikositäten, wenn sie sich einstellen, alle ziemlich gleich stark. Jedoch mehr als durch alle diese Gründe wird das wirkliche Vorhandensein der Anschwellungen an diesen Endapparaten dadurch bewiesen, dass das Bild, welches ich mit der Chrom-Silberimprägnirung erhalten habe, genau dieselben Verdickungen aufweist. — Schliesslich mache ich auch noch darauf aufmerksam, dass wenn man die Anschwellungen an diesen Endapparaten als Kunstprodukt deuten wollte, gar kein Grund vorläge, nicht dieselbe Annahme auf alle peripherischen Endapparate zu übertragen.

An vielen Beispielen sieht man die Aestchen sich auch noch an den starken Dendriten, den die Zellen haben, auf eine kleine Strecke anlegen. Auch hier enden die Aestchen mit kleinen Knöpfen. Gemäss der sonstigen Uebereinstimmung ist wohl die Annahme berechtigt, dass auch an den Golgi'schen Bildern, die ich erhalten habe, wo die Aestchen mit ihren Knöpfen eine seitliche Ausbuchtung bilden, wie an dem einen Beispiele, das ich gezeichnet habe, dasselbe Verhältniss vorliegt.

Anschwellungen der Fasern an Endapparaten sind meines Wissens an den Centralorganen noch nie beschrieben worden, während sie ja für viele peripherischen Endigungen bekannt und auch allgemein als in Wirklichkeit vorhanden anerkannt sind. Es ergiebt sich damit eine Analogie, die um so werthvoller ist, als ja unsere Kenntnisse über die Verbindungsweise der Neuronen sehr lückenhaft sind.

Doch bin ich weit davon entfernt, etwa was ich an diesem Object gefunden habe, zu verallgemeinern; das verbietet mir die Erfolglosigkeit meiner Bemühungen, in der grossen Anzahl meiner Präpparate irgendwo etwas ähnliches aufzufinden. Nun sind zwar an dieser Stelle die Verhältnisse für die Methylenblaufärbung deswegen sehr günstig, weil hier die Endigung einer sehr dicken Faser vorliegt, die sich nur mit einer Zelle verbindet. Die Darstellung der Endigungen von feinen Collateralen und Fasern, die sich oft getheilt haben, würde natürlich viel grössere Schwierigkeiten darbieten. Trotzdem will ich meinen Befund nicht verallgemeinern, bevor es gelingt, ähnliche Bilder auch an anderen Stellen nachzuweisen.

Im Trapezkern gelingt die Färbung der Endapparate mit Methylenblau ziemlich leicht, und man wird sie in allen einigermaassen gelungenen Präparaten, wenn auch nicht immer so schön, wie die zur Abbildung gewählten sind, auffinden. Mir ist in kurzer Zeit ihre Darstellung ausser am Meerschweinchen, von dem ich mehrmals vorzügliche Serien erhalten habe, noch bei der Ratte und dem Kaninchen geglückt.

Die Zahl der Endigungen ist eine sehr grosse, es werden natürlich eine Anzahl nur andeutungsweise gefärbt und wahrscheinlich viele gar nicht. Denn es werden ja von allen Fasersystemen nur einige Beispiele gefärbt, und ich glaube annehmen zu dürfen, dass jede Zelle des Trapezkerns mit einer Faser in der beschriebenen Weise in Verbindung steht. Die Bilder finden sich in der Serie, der die Abbildungen entnommen sind, in 14,90 μ starken Schnitten und erstrecken sich spinal- und cerebralwärts ziemlich gleich weit über die Abducenswurzeln hinaus. Die Fasern kommen sowohl von beiden Seiten, als auch steigen sie in schräger Richtung ziemlich steil cerebralwärts auf. Ueber die Herkunft der Fasern und die weitere Leitung von den Trapezzellen aus

hoffe ich in einer geplanten grösseren Arbeit über das Hinterhirn genauere Mittheilungen machen zu können[1]).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVIII.

Fig. 1. Aus einem Schnitte durch die Gegend des Abducensaustritts vom neugeborenen Meerschweinchen. Zwischen den Abducensbündeln liegen die Endapparate um die Trapezzellen. Vergr. Hartnack. Obj. 7. Oc. 2.

Fig. 2. 3 Endapparate aus einem anderen Schnitt derselben Serie. Vergr. Obj. 9. Oc. 3.

Fig. 3. Dieselben Bildungen, mit der langsamen Golgi'schen Methode dargestellt beim mehrere Wochen alten Kaninchen. Obj. 9. Oc. 2.

Ich bemerke, dass in allen Figuren nur ein Theil der Verästelungen gezeichnet werden konnte, meist nur die an der oberen Hälfte der Zellen. Es mussten daher viele Anschwellungen ohne die Verbindung mit den Fasern gezeichnet werden.

Beiträge zur Kenntniss des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden.

Von

B. Rosenstadt in Wien.

Hierzu Tafel XXXIX und XXXX.

Unsere Kenntnisse über den Bau der zusammengesetzten Augen sind zu einem gewissen Abschlusse gelangt in histologischer Hinsicht durch die Untersuchungen M. Schultze, Grenacher, Claus u. A. und in physiologischer durch die Untersuchungen von Sigmund Exner. Wenn ich es dennoch unternehme, über den Bau der zusammengesetzten Augen zu berichten, so geschieht das deshalb, weil über gewisse Fragen die Literatur entweder

1) Dieselben Endigungen sind in der während des Druckes dieser Arbeit erschienenen Abhandlung: „Beitrag zum Studium der Med. obl. etc." von Ramon y Cajal als löffelförmige Plaques beschrieben worden. Die Abbildungen jedoch zeigen, dass höchstwahrscheinlich nur ein Niederschlag an der Theilungsstele der Fasern, der die Zwischenräume zwischen den Aesten ausfüllte, vorgelegen hat, denn es gehen aus den Plaques eine Menge feiner Aeste hervor.

gar keine oder nur ungenügende Antworten aufweist. Das gab sich mir besonders kund bei meinen Untersuchungen[1]) über die Organisation und postembryonale Entwicklung von Lucifer reynaudii, als ich an das Studium der Augen dieses interessanten Dekapoden heranging. Die letzteren bildeten auch den Ausgangspunkt für die vorliegenden Untersuchungen.

Die Hauptfragen, die ich mir dabei aufwerfen musste, waren folgende: 1. Die Pigmentirung des Auges und die histologischen Vorgänge bei der Pigmentverschiebung, und 2. das Verhalten der Krystallkegel und der Sehstäbchen[2]) zu einander einerseits und zu ihren Matrixzellen andererseits. Um diese Fragen einer Lösung zuzuführen, habe ich die Augen von einer grösseren Anzahl von Dekapodenformen untersucht.

Zur Fixirung der Objecte habe ich ein Gemisch von Sublimat und Perenyi'scher Flüssigkeit angewendet, welches mir in der Regel vortreffliche Resultate geliefert hat. Ich nahm zu diesem Zwecke 3 V. conc. wässeriger Sublimatlösung und 1 Volumen der genannten Flüssigkeit; ich erhitzte das Gemisch und hielt in demselben die frisch abgeschnittenen Augen eine mehr oder minder lange Zeit, je nachdem ich mit einer stärker oder schwächer incrustirten Cuticula zu thun hatte.

Die Depigmentirung der Augen nahm ich in einer Lösung von folgender Zusammensetzung vor:

Aq. destill. 150,0
Acidi muriatici
Acidi nitrici aa 3,0.

Im Thermostaten, welchen wir zur Einbettung benützen, und der gewöhnlich auf ca. 56° C. erhitzt ist, geht die Depigmentirung in wenigen Stunden sehr schön von statten, ohne dass die Präparate darunter leiden würden.

Ich werde zunächst den Bau der Augen bei manchen der untersuchten Dekapodenformen schildern und dann in einer allgemeinen Uebersicht die aufgeworfenen Fragen an der Hand der Literatur einer Discussion unterziehen.

---

1) Zoologische Jahrbücher. Morph. Abtheilung Bd. IX.

2) Als Sehstäbchen oder kurzweg Stäbchen bezeichne ich nach der Analogie mit den Stäbchen der Wirbelthierretina die cuticularen Bildungen in den Retinulis und lasse demgemäss den Namen „Rhabdom" fallen.

Lucifer reynaudii (Taf. XXXIX Fig. 1 u. 2).

Die Corneafacetten (*Cf*) sind sowohl bei Lucifer als bei den übrigen untersuchten Formen mit Ausnahme von Sergestes planconvex.

Die Länge der Krystallzellen (*Kz*) ist sowohl bei verschiedenen Individuen als auch regelmässig bei einem und demselben eine verschiedene: Sie schwankt zwischen 0,08—0,11—0,14 mm. In der Mitte des Auges befinden sich die längsten, die zu den Seiten successive kürzer werden. Wie Querschnitte lehren, besitzt jedes Ommatidium vier solche Krystallzellen. Die zugehörigen Kerne (*Kzn*) befinden sich etwa im vorderen Drittel der Krystallzellen.

Während bei den übrigen facettirten Augen der Krystallkegel von den Krystallzellen selbst eingeschlossen wird und entweder gleich hinter der Cornea oder etwas mehr von derselben entfernt zu liegen kommt, bietet Lucifer in dieser Hinsicht insoferne eine Ausnahme, als der Krystallkegel (*Kg*) ganz nach hinten rückt, zum grossen Theil schon ausserhalb der Krystallzellen sich befindet, resp. das hinterste Ende der letzteren darstellt. Die Krystallkegel erreichen eine Länge von 0,04—0,08 mm und bestehen, entsprechend den vier Krystallzellen, aus vier Theilen, die eine ähnliche Anordnung wie die letzteren aufweisen. In jedem Ommatidium findet man um die Krystallzellen herum vier spindelförmige Kerne, die von einem äusserst schmalen Protoplasmahof umgeben sind, von welchem nach vorne und nach hinten je ein langer Protoplasmafortsatz entspringt. Der vordere erstreckt sich bis zu den Hypodermiszellen (*Hz*) der Cornea, der hintere reicht bis zum Vorderende der Retinulazellen. Es sind das dieselben Zellen, die Claus[1]) bei Nebalia als Fadenzellen beschrieben hat und die als Irispigmentzellen zu bezeichnen sind (*Ipz*). Diesen Zellen kommt eine wichtige physiologische Bedeutung zu, indem sie sich im Dunkelauge mit Pigment beladen und um die Krystallkegel resp. um deren Matrix eine Pigmenthülle bilden.

1) Claus, Ueber den Organismus der Nebaliden. Arbeiten aus dem zoolog. Institute Wien, VIII. Bd., Heft 1, p. 71.

In meinen Präparaten[1]) ist der grösste Theil des Pigmentes im vorderen Ende der Retinulazellen angehäuft, wodurch das hintere Ende der Krystallkegel, welches eine kurze Strecke in das von den Retinulazellen umgebene Lumen hineinragt, von Pigment umhüllt wird.

Nach der Entfernung des Pigmentes sieht man den Uebergang der Krystallkegel in die Stäbchen (Taf. XXXIX Fig. 2 *St*). Die letzteren, die die bekannte Plättchenstructur besitzen, stellen ziemlich lange Gebilde dar, die eine Trennung in mehrere Theile nicht aufweisen.

Sergestes corniculum[2]) (Taf. XXXIX Fig. 3).

Das Auge von Sergestes wiederholt beinahe ganz den Bau, den wir bei Lucifer vorfanden. Abweichend verhalten sich nur die Grössenverhältnisse der einzelnen Elemente und die Gestaltung der Corneafacetten (*Cf*). Die Convexität der letzteren ist nicht nur im Gegensatz zu Lucifer, sondern zu allen übrigen untersuchten Dekapoden nach aussen gerichtet, während die plane Fläche den Hypodermiszellen sich anschliesst. In manchen Präparaten sah ich auch, entsprechend der Angabe von König, biconvexe Facetten. Die Hypodermiszellen (*Hz*) erreichen eine enorme Grösse, was vielleicht darauf zurückzuführen sein dürfte, dass ich nur Jugendformen zu untersuchen Gelegenheit hatte. Noch auffallender als bei Lucifer ist hier das Verhalten der Krystallkegel zu den Krystallzellen. Die Krystallkegel (*Kg*), die hier ebenfalls das hintere Ende der Krystallzellen bilden, sind im Vergleiche zu den letzteren ausserordentlich schmal und kurz. Ihre Länge beträgt kaum ein Viertel derjenigen der Krystallzellen. In vielen Präparaten sieht man das vordere Ende der Krystallkegel nicht scharf gegen das Hinterende der Krystallzellen sich abgrenzen, sondern continuirlich ineinander übergehen.

Die übrigen Verhältnisse sind genau so wie bei Lucifer, weshalb ich von einer weiteren Darstellung absehen will.

---

1) Es standen mir nur in Sublimat conservirte Thiere zur Verfügung.

2) Ueber die Augen von Sergestes liegen von der jüngsten Zeit Angaben von A. König vor, die aber leider unzutreffend sind. Cf. A. König. Die Sergestiden des Mittelmeeres. Denkschriften der Wiener Akademie. Wien 1895, p. 7 d. Sonderabzugs.

Virbius viridis (Taf. XXXIX Fig. 4).

Die Krystallzellen (*Kz*) sind fast ganz in die Bildung der Krystallkegel eingegangen. Nur die vorderste ein wenig spitz endende Kuppe, die die Kerne der Krystallzellen (*Kzn*) enthält, scheint noch protoplasmatischer Natur zu sein. Die Krystallkegel (*Kg*) verschmälern sich nach hinten zu derart, dass das hintere Ende derselben ein sehr dünnes Stäbchen darstellt.

Die vier Irispigmentzellen (*Ipz*) sind in meinen Präparaten (Lichtaugen) theilweise mit schwarzgelbem Pigment beladen. Die Ausläufer derselben, von denen die hinteren mit dem Pigment, welches im vorderen Ende als Retinulazellen angehäuft ist, in Berührung stehen, bilden unter einander Anastomosen.

Die Stäbchen, deren Länge ca. 0,05 mm beträgt, stellen ebenso wie bei Lucifer und Sergestes einheitliche Gebilde dar.

Das hintere Ende der Retinulae ist in eine schmutzig-graue Masse eingehüllt (*Tp*). Dieselbe ist das von von S. Exner zuerst bei den Dekapoden erkannte Tapetum, welches in jedem Ommatidium an zwei Zellen gebunden ist, und die ich als Tapetumzellen bezeichnen will.

Palaemon squilla und Astacus fluviatilis.

Auf die nähere Darstellung dieser beiden Augenformen werde ich nicht eingehen, da über dieselben mehrere Untersuchungen vorliegen.

Ich will nur folgendes bemerken:

Hinter den Hypodermiszellen der Cornea folgt bei Palaemon ebenso wie bei Astacus und Galathea ein kurzer protoplasmatischer Abschnitt der Krystallzellen. Der Krystallkegel besteht nach der Darstellung von Grenacher[1]) aus zwei Theilen, aus einem vorderen kürzeren und einem hinteren bedeutend längeren, die von einander durch einen Abschnitt der Krystallzellen getrennt werden. Dieser Abschnitt ist, wie ich mich an meinen Präparaten überzeugt habe, nicht protoplasma-

1) H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

tischer Natur, sondern gehört zum Krystallkegel selbst, an dem in vielen Fällen die erwähnte Trennung überhaupt nicht nachweisbar war. Wo aber die Trennung wahrzunehmen war, so war sie nur durch feine Trennungslinien angedeutet.

Die Irispigmentzellen haben bei Palaemon im Gegensatz zu den übrigen von mir untersuchten Formen sehr breite protoplasmatische Fortsätze, so dass der Krystallkegel resp. die Krystallzellen an Schnitten wie von einem quadratischen Pigmentrahmen umschlossen erscheinen.

Hinter den Kernen der Retinulazellen tritt zuerst bei Palaemon in jedem Ommatidium jederseits je eine mit Pigment beladene Zelle auf, die ich als Retinapigmentzelle bezeichnen will. Diese Zellen, die bei Lucifer, Sergestes und Virbius fehlen, bei den übrigen untersuchten Dekapoden jedoch vorhanden sind, wurden bis jetzt, wie es scheint, ganz übersehen.

Szczawinska[1]), die sich der Patten'schen Lehre anschloss, erkannte richtig, dass die Zahl der Irispigmentzellen bei Astacus vier beträgt, ebenso erkannte sie die Tapetumzellen, ohne sie aber als solche zu deuten, übersah aber gänzlich die im vorderen Abschnitte der Retinulae gelegenen Retinapigmentzellen.

In einer jüngst erschienenen Arbeit unterscheidet Parker[2]) am Auge von Astacus zwei corneagene Zellen, vier Krystallzellen, zwei distale, sieben proximale und ausserdem accessorische Pigmentzellen. In ähnlichen Resultaten ist Parker[3]) schon früher beim Auge des Hummers gelangt. Was die distalen Retinulazellen anbetrifft, so sind das nichts anderes, als die Irispigmentzellen, deren Zahl aber nicht zwei, sondern wie bei allen untersuchten Dekapoden vier

1) Szczawinska, Contribution á l'étude des yeux de quelques crustacés et recherches expérimentales sur le mouvement du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité. Arch. de Biologie. T. X p. 523.

2) G. H. Parker, The Retina andoptic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mittheilungen der Zoolog. Station Neapel. Bd. 12, Heft 1.

3) Parker, A preliminary Account of the development and histology of the eyes in the Lobster. Proceedings of the American Academy. Vol. XXIV. Boston 1888.

beträgt. Ich weiss nur nicht, aus welchem Grunde Parker dieselben als Retinulazellen deutet. Die rudimentäre Retinulazelle Parker's entspricht wiederum einer der von mir als Retinapigmentzellen bezeichneten Pigmentzelle, die aber in jedem Ommatidium, wie bei den übrigen untersuchten Formen mit Ausnahme von Galathea in zweifacher Zahl vorkommt.

Pagurus bernhardii (Taf. XXXIX Fig. 5 u. 6 a, b, c).

Der dioptrische Apparat von Pagurus ist im grossen Ganzen demjenigen von Astacus und Galathea ähnlich. Ebenso wie bei diesen ist der vordere Abschnitt desselben, der dem Krystallkegel helmartig aufsitzt, protoplasmatischer Natur und enthält die Kerne der Krystallzellen (*Kzn*). Auf den Krystallkegel (*Ky*) der eine Länge von 0,045 mm besitzt, folgt nach hinten zu der übrige Theil der Krystallzellen, die sich den Stäbchen ebenfalls direct anschliessen.

Die Letzteren (*St*), die eine Länge von ca. 0,27 mm besitzen, bieten im Vergleiche zu denen der bis jetzt geschilderten Formen recht interessante Abweichungen dar.

Vorne an der Stelle, an welcher sie sich den Krystallzellen anschliessen, sind sie ziemlich dick. Macht man durch diese Region Querschnitte, so überzeugt man sich, dass in jeder Retinula um eine runde Oeffnung herum sieben Theile des Stäbchens, entsprechend der 7 Retinulazellen angeordnet sind (Fig. 6 a). Nach hinten von dieser Partie wird das Stäbchen etwas dünner und stellt ein einheitliches Gebilde dar (6 b). Es folgt nun ein verdickter Abschnitt, der in einen basalen dünnen übergeht (Fig. 6 c). Der erstere entbehrt der Oeffnung und zeigt keine Andeutungen einer Viertheilung.

Die Iris-, die Retinapigmentzellen (*Ipz, Rpz*) ebenso die Tapetumzellen (*Tpz*) sind in gleicher Zahl wie bei den bis jetzt geschilderten Formen vorhanden.

Die Irispigmentzellen enthalten im Lichtauge nur hier und da Spuren von Pigment. Dasselbe ist wiederum hauptsächlich im vorderen Abschnitte der Retinulazellen angehäuft, wo wir auch Tapetumkörner finden, welche das „Iristapetum" von Exner bilden (*Itp*). Die ganze hintere Hälfte der Retinulae ist vom gelben Tapetum eingehüllt, welches man auch zwischen den Nervensträngen vor der Membrana fenestrata in grossen Massen findet.

Die Angabe Exner's[1]), dass Pagurus kein Tapetum zukommt, dürfte wohl auf ein Versehen oder auf eine misslungene Präparation zurückzuführen sein.

Galathea sp. (Taf. XXXIX Fig. 7, 8, 9 u. 10 a, b).

Am complicirtesten gestalten sich die Augen von Galathea.

Die planconvexen Corneafacetten (*Cf*) sind etwa 0,024 bis 0,3 mm dick. Der vorderste auf die Hypodermiszellen (*Hz*) der Cornea folgende Abschnitt der Krystallzellen (*Kz*) ist ähnlich wie bei Palaemon, Astacus und Pagurus protoplasmatischer Natur und enthält die Kerne der Krystallzellen (*Kzn*). Der auf die Krystallkegel (*Kg*) folgende Abschnitt der Krystallzellen verjüngt sich allmählich und schliesst sich den Stäbchen an.

Derjenige Theil jedes Ommatidiums (*St*[1]), der sich vom hintersten Ende der Krystallzellen bis zum „Rhabdom" erstreckt und der als das hintere Ende der Krystallkegel (Grenacher bei Mysis) oder als ein besonderes Gebilde, als ein Stiel (Patten) in Anspruch genommen wurde, stellt nichts Anderes als den vorderen stark verdünnten Abschnitt des Stäbchens dar. Es wurde ganz übersehen, dass auch dieser Abschnitt die Plättchenstructur aufweist. Wie Querschnitte lehren, ist dieser Theil des Stäbchens ein einheitliches, nahezu viereckiges Gebilde (Taf. XXXIX Fig. 10a). Nach hinten zu geht dasselbe in ein verdicktes, pyramidenähnliches, viertheiliges Stück über (Tafel XXXIX Fig. 10b), welchem sich dann gewissermaassen als Basis ein sehr dünnes Stäbchen anschliesst.

Die Retinulazellen (*Rlz*) reichen sehr weit hinauf: der ganze hintere Abschnitt der Krystallzellen sowie ein Theil der Krystallkegel sind von denselben umgeben. Macht man durch diese Parthie Querschnitte, so sieht man in der Mitte derselben die kreisförmig angeordneten Krystallzellen und um diese herum vier breite, stark pigmentirte Streifen, in denen man manchmal je nach der Höhe des Schnittes einen Kern eingebettet findet. Diese Bilder blieben mir anfangs unverständlich. Ich überzeugte mich aber alsbald, dass sie nichts Anderes als Schnitte durch die Retinula-

1) S. Exner, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. Wien 1891, p. 102.

zellen darstellen. An Zupfpräparaten sowie an Längsschnitten sieht man, dass die Retinulazellen jedes Ommatidiums in ihrem vordersten Abschnitte eine kurze Strecke weit zu zwei Strängen mit einander verschmelzen, und zwar verschmelzen auf einer Seite vier, auf der anderen drei Retinulazellen. Die Krystallzellen in jedem Ommatidium sind also nicht von allen Seiten von den Retinulazellen umgeben, sondern nur von zwei. Es gehören somit jedem Ommatidium an Querschnitten nur zwei Streifen an, die übrigen zwei den benachbarten Ommatidien. Die Abbildung Taf. XXXIX Fig. 9 wird das verständlicher machen: Das Ommatidium *A* ist von vier Streifen umgeben und zwar von *a*, a_1, *b* und *c*; von diesen aber gehören demselben nur *a* und a_1 an, während *b* dem Ommatidium *B*, und *c* dem Ommatidium *C* angehört.

Je vier Retinulae in der Region, in welcher der verdünnte Theil des Stäbchens sich befindet, umgrenzen viereckige bis runde Räume (Taf. XXXIX Fig. 10a), in denen zuweilen Pigment sich befindet.

Im Gegensatze zu allen bis jetzt untersuchten Dekapoden besitzt Galathea in jedem Ommatidium vier Retinapigmentzellen (*Rpz*), die sich an einer Stelle, und zwar ungefähr an der Grenze zwischen dem dünnen und dicken Theil des Stäbchens befinden.

Das Tapetum (*Tp*), welches aus schmutziggelben Körnern zusammengesetzt ist, ist hauptsächlich im hinteren Abschnitte der Retinulae angesammelt; ausserdem findet man dasselbe noch hinter der M. fenestrata zwischen den Nervenfasern.

Die ziemlich kleinen Irispigmentzellen (*Ipz*) sowie die Tapetumzellen (*Tpz*) kommen in derselben Zahl wie bei den übrigen untersuchten Dekapoden vor.

Stenorhynchus phalangium (Taf. XXXX Fig. 11, 12 u. 13).

Die planconvexen Corneafacetten (*Cf*) haben, dem Bau des übrigen Integumentes entsprechend, eine faserige Structur.

Vom Protoplasma der Krystallzellen ist nichts zurückgeblieben, sie wurden ganz zur Bildung der Krystallkegel verwendet. Die nahezu viereckigen Kerne (*Kzn*) der ersteren blieben jedoch bestehen und liegen im Umkreise des vordersten Theils der Krystallkegel (*Kg*). Das hintere Ende des letzteren läuft

ähnlich wie bei Virbius in ein dünnes Stäbchen aus. Eine Trennung in vier Theile, entsprechend den vier Krystallzellen, ist nicht mehr nachweisbar. Die hinteren Ausläufer der vier Irispigmentzellen (*Ipz*), die in den der Beschreibung zu Grunde gelegten Präparaten des Pigmentes beinahe vollständig entbehren, stehen auch hier mit dem, hauptsächlich im vorderen Ende der Retinulazellen angesammelten dunkelgelben Pigmente in Berührung.

Jedes Ommatidium besitzt wiederum je zwei Retinapigmentzellen (*Rpz*) und je zwei Tapetumzellen (*Tpz*), die aber hier der Tapetumkörner vollständig entbehren. Vor der Membrana fenestrata zwischen den Nervenfasern findet man zerstreut liegen mehrere mit kurzen Ausläufern versehene Zellen. Ein Theil derselben, dem Ommatidium zugewendete, ist mit Pigmentkörnern, der hintere mit schmutziggrauen Tapetumkörnern beladen.

Unter den schwarzgelben Pigmentkörnern, welche, wie erwähnt, vorwiegend im vorderen Abschnitte der Retinulae angehäuft sind, findet man wiederum Iristapetumkörner (*Itp*).

Die Länge der einheitlichen Stäbchen (*St*), welche von vorne nach hinten gleichmässig breit ist, beträgt etwa 0,075mm. Die Kerne der Retinulazellen sind wie bei den übrigen Dekapoden ganz nach vorne gerückt, zeigen überdies ein von den letzteren etwas abweichendes Verhalten. Das vorderste Ende der Retinulazellen läuft in einen langen stielartigen Fortsatz aus, dem der Kern gewissermaassen aufsitzt (Taf. XXXX Fig. 12). Beim näheren Zusehen aber überzeugt man sich, dass um den Kern herum ein sehr schmaler Protoplasmaleib vorhanden ist, der eben in den Protoplasmafortsatz übergeht.

Zwischen den Retinulis sieht man an Querschnitten unregelmässig gestaltete netzartige Räume (Taf. XXXX Fig. 13 *Nzr*).

Dromia vulgaris (Taf. XXXX Fig. 14 u. 15).

Die planconvexen Corneafacetten, deren Dicke etwa 0,06mm beträgt, haben entsprechend dem Integumente folgenden Bau: Nach aussen haben wir eine ziemlich dicke homogene Cuticula, worauf der mittlere, der dickste Abschnitt folgt, der eine als Convexität der Cornea entsprechende Schichtung zeigt. Nach innen wird die Cornea wiederum von einer Cuticula abgeschlossen, die aber dünner ist als die äussere (Taf. XXXX Fig. 15 *Cf*).

Die Krystallkegel weisen manche Eigenthümlichkeiten auf: Gleich hinter den Hypodermiszellen der Cornea befindet sich ein mehr oder wenig unregelmässig gestalteter Abschnitt (*Kg*[1]), der seinem Verhalten nach als ein Krystallkegeltheil in Anspruch zu nehmen ist. Es folgen nun die Krystallzellen, die ähnlich wie bei Lucifer und Sergestes in den kurzen ca. 0,045—0,054mm messenden Krystallkegel (*Kg*) übergehen, der sich dem Sehstabe anschliesst. Die Kerne der Krystallzellen befinden sich im vorderen Krystallkegelabschnitte, sie waren aber nicht immer nachweisbar.

Die Iris- und Retinapigmentzellen wiederholen die bereits beschriebenen Verhältnisse. Bemerken will ich nur, dass das Pigment aus dunkelbraunen Körnern zusammengesetzt ist.

Die Stäbchen (*St*), die eine Länge von ca. 0,18mm erreichen, sind in ihrer vorderen Hälfte dünn und einheitlich, in der hinteren Hälfte dagegen werden sie bedeutend dicker und bestehen aus vier Theilen (Fig. 15). Im hinteren Ende der Retinulae findet man wieder je zwei Zellen, an die eine eigenthümliche feinkörnige Masse gebunden ist. Dieselbe ist vielleicht dem Tapetum gleichzustellen, obwohl die von dem letzteren bei den bis jetzt gebildeten Formen ganz abweichend sich verhält.

Pigment und Tapetum.

Meine Untersuchungen haben ergeben, dass sich in jedem Ommatidium der untersuchten Dekapodenaugen folgende Pigmentzellen finden: Zunächst je vier Irispigmentzellen, die im Umkreise der Krystallkegel resp. der Krystallzellen angeordnet sind, dann je zwei Retinapigmentzellen, die nur bei Galathea in vierfacher Zahl vorkommen und schliesslich sind die Retinulazellen selbst mehr oder minder, je nachdem die Augen in Licht- oder Dunkelstellung sich befinden, mit Pigment beladen.

Bei den Crustaceen ist nach den Untersuchungen von Grenacher, ähnlich wie bei den Insecten, in der Umgebung der Krystallkegel mehr oder wenig Pigment vorhanden, es ist ihm aber nicht gelungen, das Gebundensein des letzteren an Hauptpigmentzellen nachzuweisen.

Grenacher unterscheidet dreierlei Pigmentträger: 1. Die Retinulazellen, 2. die Pigmentzellen der Krystallkegel (Hauptpigmentzellen, Pigmentzellen erster Ordnung) und 3. Pigmentzellen zweiter Ordnung, die er so bezeichnet, weil sie in ihrer

Anordnung wenig constant sind. „Sie sind bald nur kurz und dann meist relativ dick, bald aber fadenförmig ausgezogen und können dann pigmentfreie Enden haben; meist sind sie zahlreich und regellos vertheilt[1]).“

Soweit ich aus den Abbildungen Grenacher's entnehmen konnte, scheinen mir die Pigmentzellen zweiter Ordnung den Irispigmentzellen zu entsprechen, während die Pigmentzellen erster Ordnung entweder ganz eigene nur den Insekten zukommende Pigmentzellen darstellen, oder dürften den von Pigment umgebenen Krystallzellen entsprechen, wie das aus Grenacher's Figur 63 ersichtlich zu sein scheint.

Die Retinapigmentzellen hat ebenso wenig Grenacher wie Szczawinska gesehen.

Exner machte keine näheren Angaben über die Pigmentzellen, da ihn nur der physiologische Effect beschäftigte, den das Pigment bei der Einwirkung von Licht und Dunkelheit auf das Auge darbietet.

Beim Studium der Pigmentverschiebung war es mir hauptsächlich darum zu thun, festzustellen, in welcher Weise die Verschiebung vor sich geht und wie sich dabei die entsprechenden Pigmentzellen verhalten.

Gehen wir zu diesem Zwecke von einem Lichtauge aus.

Im letzteren entbehren die Irispigmentzellen gänzlich oder beinahe gänzlich des Pigmentes. Dasselbe ist grösstentheils im vorderen Ende der Retinulae angehäuft und zwar ist dasselbe hier an die Retinulazellen und an die Retinapigmentzellen gebunden. Der übrige Theil der Retinulazellen ist ebenfalls mehr oder minder dicht mit Pigment beladen. Zwischen den Nervenfasern vor oder hinter der Membrana fernestrata findet man eine Anzahl mit Ausläufern versehener pigmentloser Zellen. Eine Trennung des Pigments in Iris- und Retinapigment ist hier nicht durchführbar.

Beim Uebergange des Lichtauges in ein Dunkelauge gehen mit dem Pigmente folgende Veränderungen vor sich: Das Pigment tritt aus dem vorderen Ende der Retinulazellen und wohl auch aus den Retinapigmentzellen aus. Dasselbe wird von den Fortsätzen der Irispigmentzellen aufgenommen, die, wie wir

1) Grenacher, l. c. p. 78.

gesehen haben, mit dem im Vorderende der Retinulae angesammelten Pigmente im Contact stehen. An diesen Fortsätzen kriecht nun das Pigment hinauf; es findet eine Art Pigmentinfiltration[1]) der Irispigmentzellen statt. Gleichzeitig wandert das Pigment nach hinten zu aus den Retinulazellen aus und gelangt hinter die Membrana fenestrata, wo es von den mit Ausläufern versehenen Zellen aufgenommen wird. Ebenso wie Exner habe ich im Dunkelauge niemals eine vollständige Entfernung des Pigmentes aus den Retinulazellen gesehen[2]).

Geht das Auge wieder in Lichtstellung über, so tritt das Pigment aus den Irispigmentzellen aus und gelangt in das Vorderende der Retinulazellen, wobei ein Theil desselben auch von den Retinapigmentzellen aufgenommen wird. Gleichzeitig geben auch die hinter der M. fenestrata zwischen den Nervenfasern gelegenen und mit Pigment beladenen Zellen ihr Pigment an die Retinulazellen ab.

Szczawinska's Angabe, dass die Pigmentzellen den Verschiebungen des Pigmentes folgen, kann ich nicht bestimmen; es kann sich hier nur um eine grössere oder geringere Contractilität der Protoplamafortsätze in den betreffenden Pigmentzellen handeln.

In einem Dämmerungsauge finde ich in den Irispigmentzellen nur wenig Pigment, dasselbe ist wiederum im Vorderende der Retinulae angehäuft und der ganze hintere Abschnitt der Retinulazellen ist pigmentfrei. Hinter der Membrana fenestrata finden sich mit Pigment beladene Zellen.

Das sind die histologischen Vorgänge, die sich bei den von G. Exner zuerst entdeckten Pigmentverschiebungen abspielen.

Mit Ausnahme von Lucifer und Sergestes finden wir bei den übrigen untersuchten Dekapoden als Tapetum eine körnige, schmutziggelbe Substanz[3]), die im Gegensatz zu der An-

---

1) B. Rosenstadt, Zellgranula, Keratohyalingranula und Pigmentgranula. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. 1892.

2) Wie ich aus der Arbeit von Parker entnehme, ist das ihm unter Anwendung besonderer Vorsichtsmaassregeln zu beobachten gelungen.

3) Nur bei Dromia hat sie in meinen Präparaten eine andere

gabe von Grenacher, welcher sie bei den Crustaceen zuerst beschrieben hat, in der zur Depigmentirung angewendeten Flüssigkeit ganz aufgelöst wird [1]). Diese Substanz, die in jedem Ommatidium an zwei Zellen gebunden ist, welche ich als Tapetumzellen bezeichnet habe, befindet sich im hinteren Theile der Retinulae, und zwar zwischen denselben und ausserdem hinter der Membrana fenestrata zwischen den Nervenfasern, wo sie ebenfalls an Zellen gebunden zu sein scheint.

Ausser diesem Tapetum unterscheidet Exner noch ein Iristapetum, welches am Irispigment gelegen ist und welches er nur bei manchen Dekapoden vorfand. Ich beobachtete dasselbe nur bei Stenorhynchus und Pagurus, wo es aber nicht an Zellen gebunden war, so dass es meiner Ansicht nach nicht als selbständiges Tapetum aufgefasst werden kann. Und in der That konnte ich bei Pagurus ebenso wie Exner bei Palaemon (p. 122) einen deutlichen Zusammenhang zwischen dem Iristapetum und Retinatapetum nachweisen. Es ist vielleicht anzunehmen, dass ein Theil des Retinatapetums bei der Verschiebung des Pigmentes nach vorne mit hinauf geschoben wird.

Sowohl im Lichtauge als im Dunkelauge sah ich das Retinatapetum keine Lageveränderungen erleiden. Nur im „Dämmerungsauge" von Stenorhynchus, obwohl die zwei Tapetumzellen in jedem Ommatidium an der gewöhnlichen Stelle zu finden waren, fehlte die Tapetumsubstanz im hinteren Abschnitte der Retinulae gänzlich und war ausschliesslich hinter der Membrana fenestrata zwischen den Nervenfasern angehäuft.

Ob vielleicht auch das Retinatapetum unter manchen Umständen irgend welche Lageveränderungen erleidet, bleibt jedenfalls noch festzustellen.

Krystallkegel, Stäbchen und ihre Matrixzellen.

Wenn wir die geschilderten Verhältnisse, die der dioptrische Apparat bei den untersuchten Dekapoden bietet, überblicken, so ergibt sich, dass verschiedene Abschnitte der Krystallzellen oder die letzteren in toto zum Krystallkegel um-

Beschaffenheit, die vielleicht auf die Präparation zurückzuführen ist. Exner scheint sie aber unverändert gesehen zu haben. Cf. Exner, l. c. Taf. V Fig. 55 und 56.

1) Sie löst sich auch in Salpetersäure allein auf.

gewandelt werden. Dadurch wird der lichtpercipirende Apparat ganz nahe oder in eine grössere oder geringere Entfernung zum dioptrischen Apparat gebracht. Damit im Zusammenhange ergeben sich manche physiologische Unterschiede, auf die ich hier, gestützt auf die Untersuchungen von Sigmund Exner, nur hinweisen möchte.

Exner unterscheidet zweierlei Netzhautbilder, und zwar ein Appositionsbild und ein Superpositionsbild. Das erstere wies er bei Limulus nach, bei dem „die je einem Facettengliede zugehörigen Lichtmassen neben einander die Ebene der Netzhaut treffen". Das zweite Netzhautbild kommt bei Lampyris vor, bei dem die den einzelnen Facettengliedern zugehörigen Lichtmassen in der Ebene der Netzhaut zum grossen Theile übereinander fallen. Das Superpositionsbild ist nur möglich in Augen, in denen sich zwischen dem dioptrischen Apparate und der empfindlichen Schichte der Netzhaut eine dickere Lage durchsichtigen Gewebes in einer solchen Anordnung findet, dass ein Nezthautelement von Strahlen, die aus mehreren Kegelspitzen austreten, getroffen werden kann; das Appositionsbild dagegen nur in solchen Augen, dessen Netzhautelemente in nächster Nähe der Kegelspitzen sich befinden.

Die Augen von Palaemon, Astacus, Galathea und Pagurus dürften wohl Superpositionsbilder entwerfen, da bei diesen Formen die Retinulae vom Krystallkegel durch eine mehr oder minder weite Strecke der durchsichtigen Krystallzellen getrennt sind. Bei Lucifer, Sergestes, Virbius, Stenorhynchus und Dromia befindet sich der dioptrische Apparat ganz nahe der Netzhaut; es lässt sich aber bei den vier letzteren Formen kaum von einem Appositionsbilde sprechen, da hier ganz regelmässige Pigmentverschiebungen stattzufinden pflegen. Bei Lucifer und Sergestes, die ich lebend zu untersuchen keine Gelegenheit hatte, von deren Augen ich aber eine sehr grosse Anzahl von Präparaten durchgesehen habe, fand ich das Pigment grösstentheils im vorderen Abschnitte der Retinulazellen angehäuft, aber auch die übrigen Partien der letzteren wiesen eine mehr oder minder gleichmässige, wenn auch sehr spärliche Pigmentirung auf. Die Irispigmentzellen fand ich dagegen niemals mit Pigment beladen. Vielleicht findet auch hier keine Pigmentverschiebung statt und wir hätten in diesem Falle bei zwei Langschwänzern Appositionsbilder zu verzeichnen.

Was die Augen anbetrifft, die im Dunkeln mit einem Superpositionsbilde, im Licht mit einem Appositionsbilde sehen, die also mit einer doppelten Function ausgestaltet sind, so entsprechen von den von mir untersuchten Formen nur die Augen von Galathea und Dromia den Bedingungen, bei denen nach der Annahme von Exner eine derartige doppelte Function möglich ist: denn nur bei diesen Formen zerfällt das Stäbchen in zwei Abschnitte, in einen vorderen dünneren und in einen hinteren dickeren.

Gehen wir jetzt nun zum letzten Abschnitt unserer Aufgabe über, nämlich zum Verhalten des Krystallkegels zum Stäbchen.

Leydig[1]) hält die Krystallkegel mit ihren „Scheiden" nicht für Bildungen, an die sich nur der Nervenfaden (Sehstab), wie es die älteren Autoren annahmen, ansetze, „sondern für unmittelbare Fortsetzungen, für die vorderen Partien der Nervenfäden; es sind die Enden derselben, welche lediglich eine andere Natur angenommen haben."

Diese Ansicht wurde schon von M. Schultze[2]) widerlegt. Seine Untersuchungen zeigten ihm, dass zwischen dem Krystallkegel und dem Nervenfaden beträchtliche chemische und histologische Unterschiede bestehen, dass somit die Deutung Leydig's eine nicht ganz zutreffende ist, und das um so mehr, als es Schultze gelungen ist, festzustellen, in welcher Weise die beiden Gebilde mit einander zusammenhängen. Er trennt der älteren Ansicht gemäss wieder scharf Krystallkegel und Nerv und bezeichnet das zwischen Krystallkegel und dem Ganglion opticum gelegene nervöse Gebilde mit dem Namen Sehstab.

In den letzten Zeiten hat Patten[3]) eine neue Lehre aufgestellt, die eigentlich nicht ganz neu ist, denn sie erinnert, was das Verhalten der Krystallkegel zu den Stäbchen anbetrifft, an die Leydig'sche Lehre. Auch er hält den Krystallkegel für den

---

1) Fr. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müller's Archiv Jahrg. 1855, p. 416.

2) M. Schultze, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868, p. 12.

3) Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mittheilungen der zoologischen Station zu Neapel. 1886. Bd. VI.

vorderen Abschnitt des Sehstabes und bezeichnet den zwischen beiden gelegenen Theil ebenso wie Gottsche[1]) als „Stiel".

Die vier Krystallzellen, die Patten als Retinophoren bezeichnet, erstrecken sich, wie Macerationspräparate ergeben haben, bis zur Membrana fenestrata. Die Retinophoren scheiden den Krystallkegel, den Stiel und den Pedicell (entspricht dem Rhabdom der Autoren) aus. Alle diese drei Gebilde stellen ein Ganzes dar.

Vor allem will ich hervorheben, das es schon M. Schultze bekannt war, dass sich das hintere Ende der Krystallzellen ziemlich weit nach hinten erstreckt, wie es aus folgendem Citate ersichtlich ist: „Auch hier (bei Astacus) geht der Krystallkegel in vier Spitzen aus, welche sich an den vier Kanten der Oberfläche entwickeln und das obere Ende des nervösen ebenfalls vierkantigen Sehstabes umschliessen. Die vier Spitzen legen sich dabei an die Kanten des letzteren an und laufen als lange feine Fäden auf der Oberfläche des Sehstabes herab, diesen umklammernd und mit ihm oberflächlich verbunden, aber durch Maceration isolirbar. Gegen das Ende spitzen sie sich fein zu und verlieren sich auf der Oberfläche des Körpers, den sie umfassen"[2]).

Versuchen wir nun die Patten'sche Eintheilung auf diejenigen Dekapodenaugen anzuwenden, deren Stäbchen einfachere Verhältnisse aufweisen, z. B. bei Lucifer, Sergestes, Virbius, Stenorhynchus. Bei diesen Formen ist das einfach undurchführbar, da sie keine Abschnitte besitzen, die dem Stiel Patten's entsprechen würden. Man könnte vielleicht höchstens als solchen den hinteren verjüngten Abschnitt der Krystallkegel in Anspruch nehmen, da dieser sich dem Stäbchen, welches dem Pedicell entspricht, anschliesst.

Ziehen wir jetzt z. B. Astacus in Betracht, so müsste man hier den hinteren Abschnitt der Krystallzellen als den Stiel deuten. Bei Galathea wiederum müsste man den vorderen verdünnten Abschnitt der Stäbchen selbst als Stiel bezeichnen. Wir sehen also dass wir, wenn man der Patten'schen Eintheilung folgen wollte, ganz heterogene Gebilde als einen und denselben Ommatidiumabschnitt deuten müssten.

1) Gottsche, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Müller's Archiv 1852, p. 483.

2) M. Schultze, l. c. p. 10 und Tafel I Fig. 11.

Bildet schon dieser Umstand zusammen mit den chemischen und histologischen Unterschieden, die die Patten'schen drei Gebilde bieten, ein nicht unwesentliches Hinderniss für die Annahme der Patten'schen Lehre, so macht das Verhalten dieser drei Gebilde zu einander, wie ich es ermittelt habe, die letztere geradezu unmöglich.

Schon Max Schultze hat das Verhalten der Krystallkegel zu den Sehstäben zum grossen Theil richtig erkannt. „Bei den wenigen Krebsen, sagt er, die ich frisch untersuchen konnte, schliesst sich das untere Ende des Krystallkörpers in übereinstimmender Weise scharf ab gegen den angrenzenden Sehstab." Bei Carcinus maenas (Taf. XXXIX Fig. 2) ist an der Grenze zwischen beiden ein deutlicher Zwischenraum vorhanden. Bei Palaemon serratus umfasst der Krystallkegel mit vier Endspitzen eine knopfförmige Anschwellung des Sehstabes, von welchem er durch eine sehr deutliche spaltförmige Lücke getrennt wird. Ganz ähnlich wie das Verhalten beim Flusskrebse."

Bei Lucifer, Sergestes, Virbius, Stenorhynchus sehen wir am hinteren Ende der Krystallkegel eine kleine Concavität und in einer geringen Entfernung von derselben beginnt erst das Stäbchen.

Bei denjenigen Formen, bei welchen die Krystallzellen den Stäbchen sich anschliessen, sehen wir auch in den letzteren eine ähnliche Concavität und wiederum in einer bestimmten Entfernung von derselben folgt das Stäbchen.

Es ist also unrichtig, wenn Patten die drei Abschnitte des Ommatidiums ohne jede Trennung ineinander übergehen lässt. Das ist jedenfalls nur eine Consequenz seiner irrigen Annahme, dass der Krystallkegel zusammen mit den Stäbchen als Ausscheidungsproducte der Retinophoren zu betrachten sind und dass somit den Retinulazellen bei der Ausscheidung der Sehstäbe keine Bedeutung zukommt.

Hätte Patten eine grössere Anzahl von Formen untersucht oder hätte er wenigstens die Angaben Grenachers näher ins Auge gefasst, so müsste es ja ihm auffallen, dass die Zahl der Stäbchen in der Regel der Zahl der Retinulazellen entspricht, dass man Fälle findet, in denen die Stäbchen im innigsten Contacte mit den Retinulazellen stehen, wo es also gar keinem Zweifel unterliegen kann, dass die letzteren Matrixzellen der

ersteren darstellen. Ausserdem beobachtete ich bei den von mir untersuchten Formen ein gewisses Abhängigkeitsverhältniss zwischen den Stäbchen und Retinulazellen: je dünner die Stäbchen waren, desto dicker waren die Retinulazellen und umgekehrt.

Aber wie sollten denn die vier Retinophoren gerade sieben cuticulare Bildungen ausscheiden, während sie im vorderen Abschnitte nur vier ausgeschieden haben, die sowohl in histologischer als chemischer und physiologischer Hinsicht von den Sehstäben sich unterscheiden? Es darf ja dabei nicht vergessen werden, dass die Retinulazellen Ektodermproducte darstellen, denen die Eigenschaft, cuticulare Bildungen auszuscheiden nicht abgesprochen werden darf.

Bei manchen niederen Crustaceen sowie bei vielen Insecten entspricht in jedem Ommatidium die Zahl der Stäbchen der Zahl der Retinulazellen. Anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Dekapoden.

Ziehen wir zunächst diejenigen Dekapoden in Betracht, wie Lucifer, Sergestes, Virbius, Stenorhynchus, bei denen die Stäbchen ziemlich dünne einheitliche Gebilde darstellen. Bei diesen Formen kann es sich entweder um eine im Laufe der Ontogenese vor sich gegangene Verschmelzung der ursprünglich isolirt vorhandenen Stäbchen handeln, was auch Grenacher für sein Rhabdom annahm und wofür ich selbst noch bei Dekapoden ein Beispiel anführen kann, oder die Verschmelzung ging nicht mehr während der Ontogenese vor sich, sondern die sieben Retinulazellen zusammen schieden ein einheitliches Gebilde aus.

Schwieriger gestaltet sich allerdings die Frage bei denjenigen Dekapoden, bei denen die Stäbchen aus vier Theilen bestehen: hier haben wir in jeden Ommatidium vier „Retinophoren," vier Krystallkegel und ein viertheiliges Stäbchen, also Verhältnisse, die für die Patten'sche Lehre insofern günstig sind, als es scheinen könnte, dass die vier Retinophoren das viertheilige Stäbchen ausgeschieden haben. Dem ist aber nicht so. Die „Retinophoren" sind hier ebensowenig Matrixzellen des viertheiligen Stäbchens, wie sie es beim einheitlichen der früher genannten Formen waren. Hier scheint es sich vielmehr nur um eine Theilung der einheitlichen Stäbchen in vier Abschnitte zu handeln, und zwar hauptsächlich in solchen Fällen, in welchen dieselben stark verdickt

sind. Gestützt wird diese Ansicht durch diejenigen Dekapodenaugen, bei denen die Stäbchen aus zwei nicht von einander getrennten Abschnitten, nämlich aus einem vorderen dünnen und einem hinteren dicken zusammengesetzt sind. Der erstere stellt ein einheitliches Gebilde dar, der letztere besteht in der Regel aus vier Theilen.

Aber den unzweideutigsten Beweis, dass wir in den Retinulazellen die Matrix der Stäbchen zu erblicken haben, bietet das Auge von Pagurus. Der vordere Abschnitt der Stäbchen besteht, entsprechend der Zahl der Retinulazellen noch aus sieben Theilen, der mittlere verdünnt sich und wird einheitlich, der hintere verdickt sich und zeigt im Gegensatz zu den Stäbchen von Galathea, Dromia gar keine Andeutung einer Viertheilung.

Auch nach den Untersuchungen von J. Watase[1]), der die Ansichten von Patten ebenfalls für unrichtig hält, sind die Krystallkegel ebenso als Ausscheidungsproducte der Krystallzellen wie die „Rhabdome" der Neuroepithelien (Retinulazellen) anzusehen.

Die bis jetzt vorgebrachten vergleichend-histologischen Argumente dürften wohl allein schon hinreichen, um das Verhalten der Krystallkegel und der Stäbchen zu einander einerseits und zu ihren Matrixzellen anderseits klarzulegen und damit zugleich die Unhaltbarkeit der Patten'schen Lehre darzuthun. Den endgültigen Beweis aber für die hier vertretene Auffassung kann allerdings nur die direkte Verfolgung der Stäbchenbildung liefern.

Von den bis jetzt vorliegenden embryologischen Untersuchungen scheint mir aus den Resultaten, zu denen Reichenbach[2]) gelangt ist, bestimmt hervorzugehen, dass die Bildung der Krystallkegel und der Stäbchen unabhängig voneinander vor sich geht.

Nach seinen Untersuchungen setzt sich das Auge des Flusskrebses aus drei Factoren zusammen, und zwar aus einer Epidermislage, aus einer Augenfalte (eine vom Ektoderm

1) S. Watase. On the morphology of the compound eyes of Arthropods. John Hopkins University Baltimore. Studies from the biological Laboratory. Volume IV, 1887—1890.

2) H. Reichenbach, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandlungen, herausgegeben von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. XIV. Band. Frankfurt a. M. 1888.

aus ins Innere gelangte Zellmasse) und aus einer den Segmentganglien entsprechenden Nervenmasse (Ganglion opticum).

Je acht Zellen der Epidermislage treten zu einer Gruppe zusammen; vier von denselben bilden die Corneafacetten, die übrigen vier werden zu den Krystallkegelmutterzellen. Die Aussenwand der Augenfalte tritt mit den Fortsätzen der Krystallkegel in festen Zusammenhang; ihre Elemente stellen sich radiär, gruppiren sich zu je 6—8 und werden zu Retinulazellen, welche nach innen die „Rhabdome" liefern.

Die Resultate Kingsley's[1]), zu denen er bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der zusammengesetzten Augen von Crangon gelangt ist und durch welche er die Patten'sche Lehre stützen zu können glaubt, sind aber noch in Anbetracht der angeführten Angaben von Reichenbach einer Nachprüfung stark bedürftig.

Nachtrag.

Nach Absendung des Manuscriptes erhielt ich Kenntniss von einer vor kurzem erschienenen Fortsetzung der ausgezeichneten und mit prachtvollen Abbildungen versehenen biologischen Studien über pelagische Organismen von C. Chun[2]), in denen er unter anderem Mittheilungen über die Augen von Sergestes macht (p. 237—241, Taf. XX, Fig. 3—8), die ich in diesem Nachtrage noch berücksichtigen will. Meine Angaben weichen nur in manchen Punkten von denjenigen Chun's ab.

Die Corneafacetten sind nach ihm nach aussen flach, nach innen schwach convex vorgewölbt. Ich beobachtete dagegen in Uebereinstimmung mit König biconvexe Corneafacetten und ausserdem solche, deren Aussenfläche convex und deren Innenfläche plan war. Vielleicht sind diese Unterschiede auf Wachsthumserscheinungen zurückzuführen.

1) Kingsley, Dovelopment of the compound eyes of Crangon. Journal of Morphology. I. Bd. Boston 1887.

2) C. Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. VI. Leuchtorgane und Facettenaugen. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in grossen Meerestiefen. Bibliotheca Zoologica. Heft 19, Lieferung 4. Stuttgart 1896.

Was die Krystallkegel anbetrifft, so ist die Angabe Chun's richtig, dass sich die letzteren nicht scharf vom Distalabschnitt der Krystallzellen abgrenzen lassen. Wenn aber Chun deshalb den gesammten Abschnitt der Krystallzellen unterhalb der vier Kerne derselben als Krystallkegel in Anspruch nimmt, so kann ich dem durchaus nicht beistimmen; denn diese Undeutlichkeit der Grenze betrifft nur eine ganz kurze Strecke, nach hinten zu sehen wir schon einen ganz deutlichen, wenn auch einen sehr kleinen Krystallkegel von genau derselben Beschaffenheit wie bei den übrigen Dekapoden. Bei schwacher Vergrösserung kann man ihn allerdings leicht übersehen, da er sehr oft von den sieben Kernen der Retinulazellen, deren Zahl ich im Gegensatz zu Chun ohne Schwierigkeit feststellen konnte, verdeckt wird.

Richtig ist ferner die Angabe Chun's, dass Sergestes kein Irispigment zukommt. Auch die Irispigmentzellen scheint Chun gesehen zu haben, nur hält er die für Blutkörperchen. Man findet allerdings zwischen und auf den Krystallzellen verstreut liegende Blutkörperchen, dieselben lassen sich aber sehr gut von den Irispigmentzellen unterscheiden. Beim näheren Zusehen überzeugt man sich nämlich, dass vom schmalen Protoplasmahof der letzteren nach vorn und nach hinten Protoplasmafortsätze ausgehen, ähnlich, wie ich das bei den Irispigmentzellen der übrigen Dekapoden beobachtet habe.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIX u. XXXX.

Die Contouren sämmtlicher Abbildungen wurden mit der Camera entworfen. Die römischen und arabischen Zahlen beziehen sich auf die Hartnack'schen Objective und Oculare.

In allen Figuren bedeutet:

Cf = Corneafacetten.
Hz = Hypodermiszellen der Cornea.
Kz = Krystallzellen.
Kzn = Kerne der Krystallzellen.
Kg = Krystallkegel.
Ipz = Irispigmentzellen.

Rlz = Retinulazellen.
Rla = Kerne der Retinulazellen.
St = Sehstäbchen.
Rpz = Retinapigmentzellen.
Pg = Pigment.
Tp = Tapetum.
Tpz = Tapetumzellen.
Nf = Nervenfasern.

Fig. 1. Zwei depigmentirte Ommatidien von Lucifer reynaudii. Vergrösserung VII+3.

Fig. 2. Der Krystallkegel und ein Theil des Stäbchens von demselben Thiere. Vergr. VIII+3; ausgezogener Tubus.

Fig. 3. Ein Ommatidium von Sergestes corniculum. Vergr. VIII+3.

Fig. 4. Ein Ommatidium von Virbius viridis (Lichtauge). Vergr. VIII+3.

Fig. 5. Zwei Ommatidien von Pagurus bernhardii (Lichtauge). *Itp* = Iristapetum. Vergr. V+3; ausg. Tub.

Fig. 6. a) Ein Querschnitt durch den vorderen Theil der Retinulae; b) durch den mittleren; c) durch den hintersten.

Fig. 7. Zwei Ommatidien von Galathea *sp.* (Dunkelauge); St^1 der vordere verdünnte Abschnitt des Stäbchens. Vergr. V+3.

Fig. 8. Ein Theil eines Ommatidiums von demselben Thiere depigmentirt. Dieselbe Vergr.

Fig. 9. Ein Querschnitt durch den hinter dem Krystallkegel gelegenen Theil der Krystallzellen von demselben Thiere. *A*, *B*, *C* Krystallzellen; *a*, a^1, *b*, *c*, c^1 Retinulazellen. Vergr. VIII+3.

Fig. 10. a) Querschnitt durch den vorderen Theil der Retinulae. Vergr. VIII+3; b) durch den hinteren Theil, VIII+3; ausg. Tubus.

Fig. 11. Zwei Ommatidien von Stenorhynchus phalangium (Dämmerungsauge). Mit weissen Puncten ist das Iristapetum (*Itp*) angedeutet. Vergr. VIII+3.

Fig. 12. Das hintere Theil der Krystallkegel und der vordere Theil der Stäbchen von demselben Thiere depigmentirt. Vergr. IX+3.

Fig. 13. Ein Querschnitt durch die Reticulae desselben Thieres. *Nzr* = Netzartige Räume zwischen der Retinulis. Vergr. VIII+3; ausg. Tubus.

Fig. 14. Zwei Ommatidien von Dromia vulgaris (Lichtauge). Kg^1 = Vorderer Krystallkegelabschnitt. Vergr. VII+3.

Fig. 15. Ein Querschnitt durch den hinteren Theil der Retinulae von demselben Thiere. Vergr. VIII+3; ausg. Tubus.

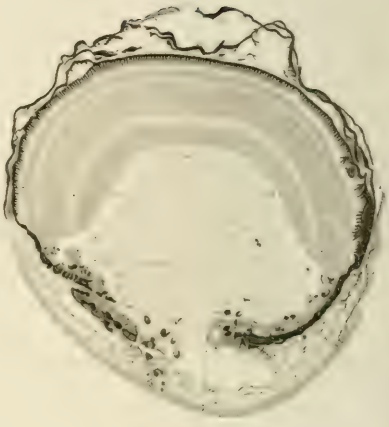
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Aut. ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

1.

3.



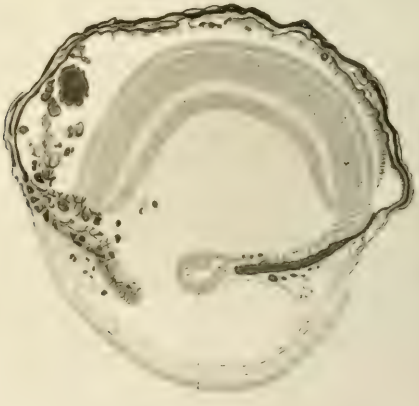
L

4.

2.

L

C.



L

5.

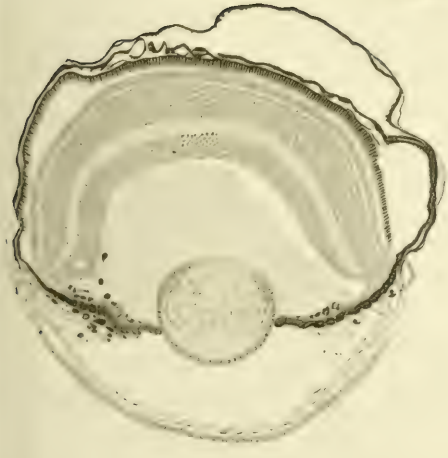
6.

C L

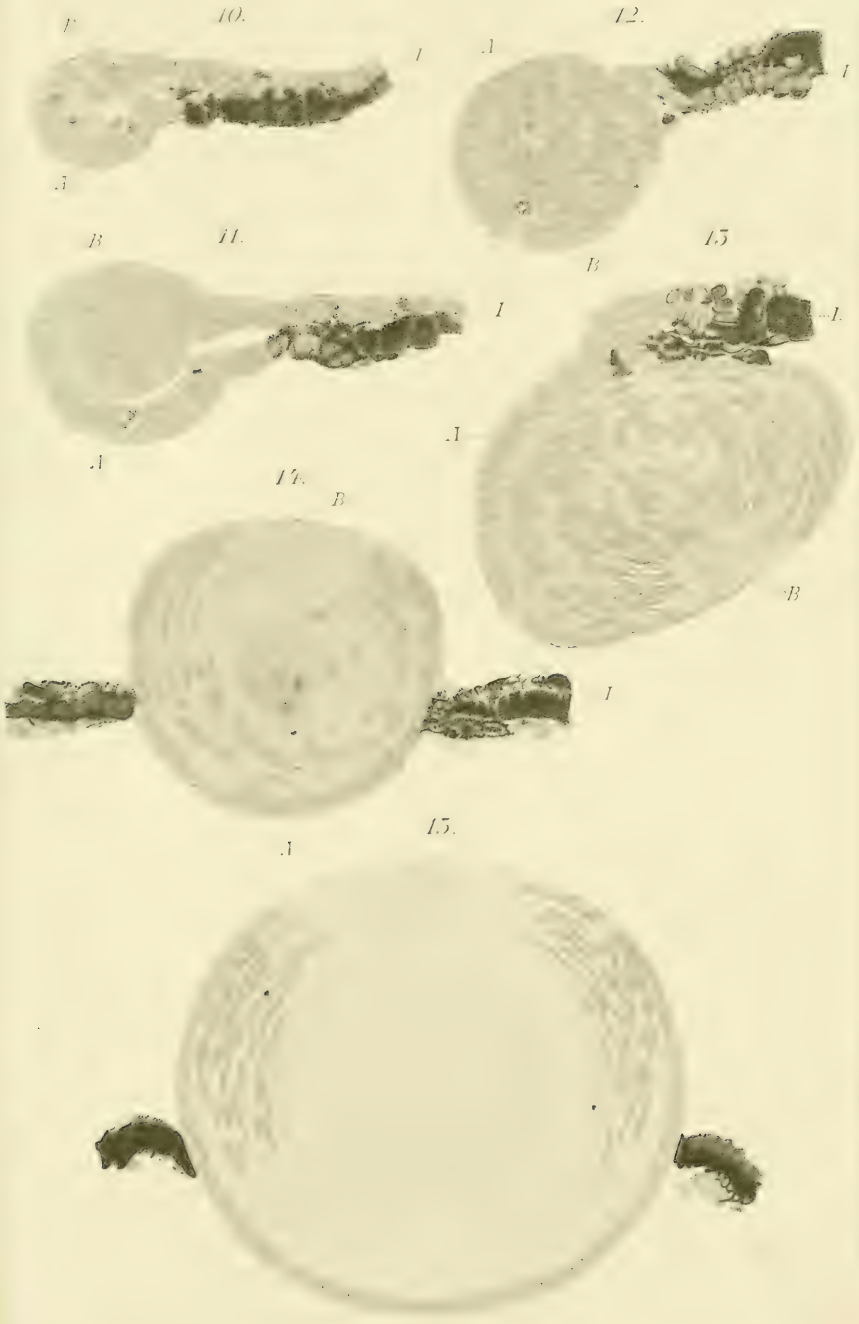
L

8.

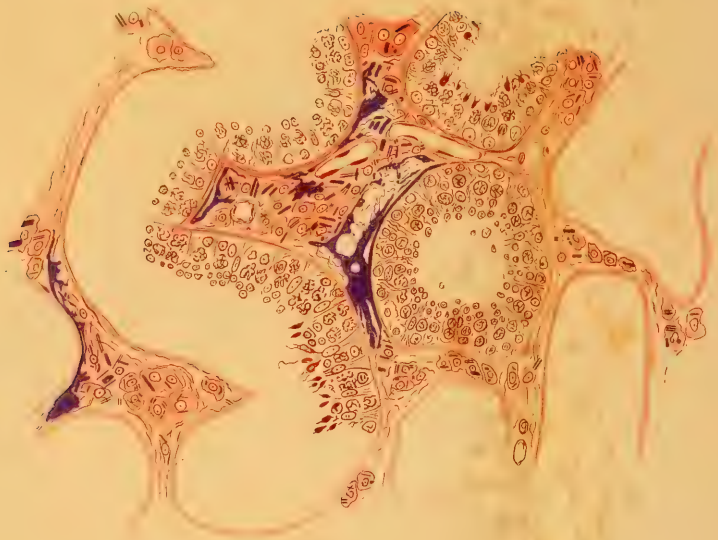
7.



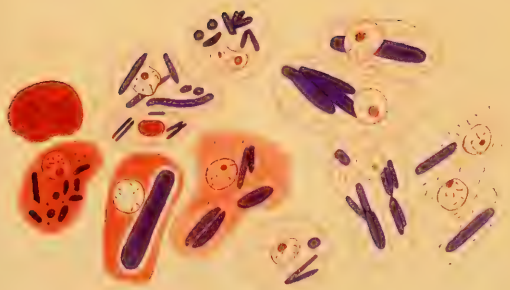
9.


10.
12.
11.
13.
14.
15.
A
B
I

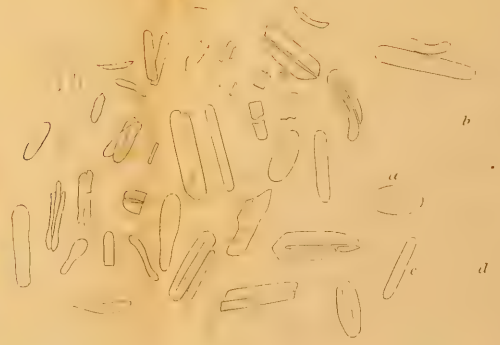
1.



2.

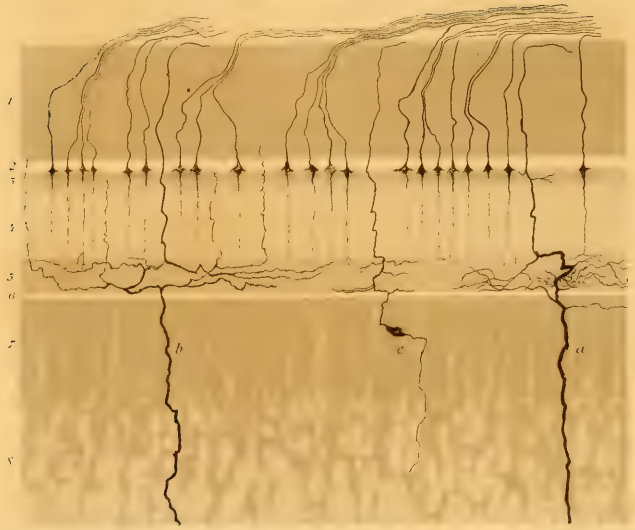


3.



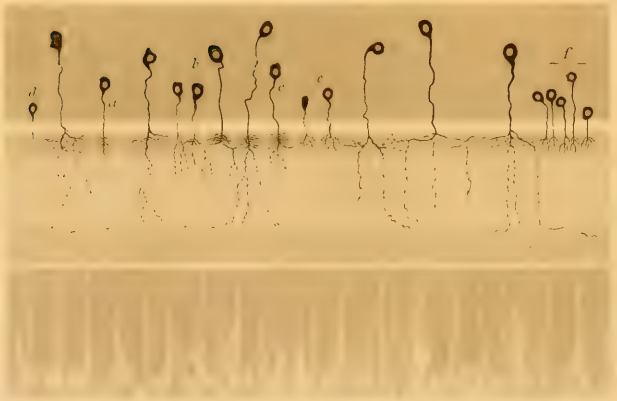
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

1.



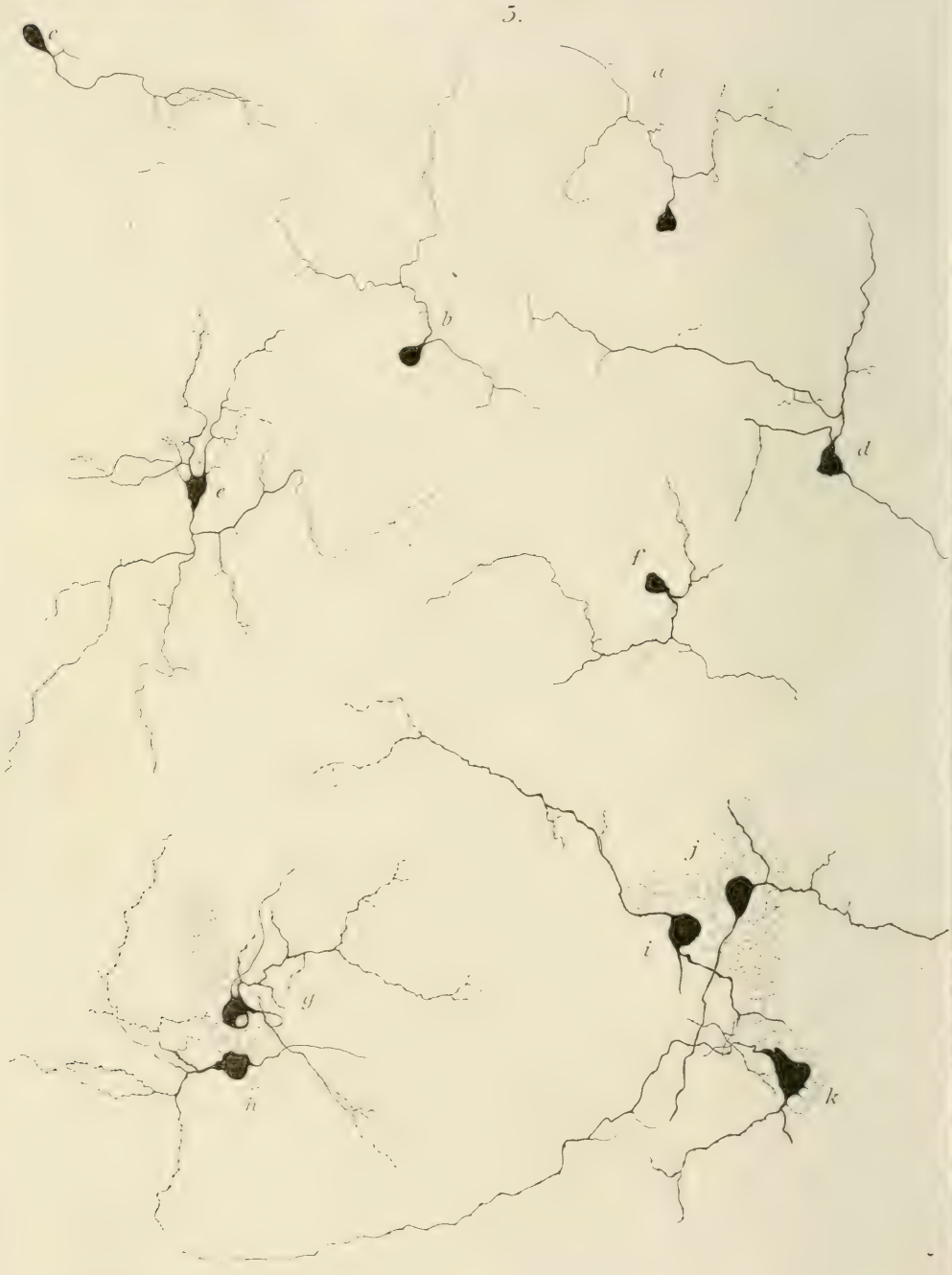
2.

3.

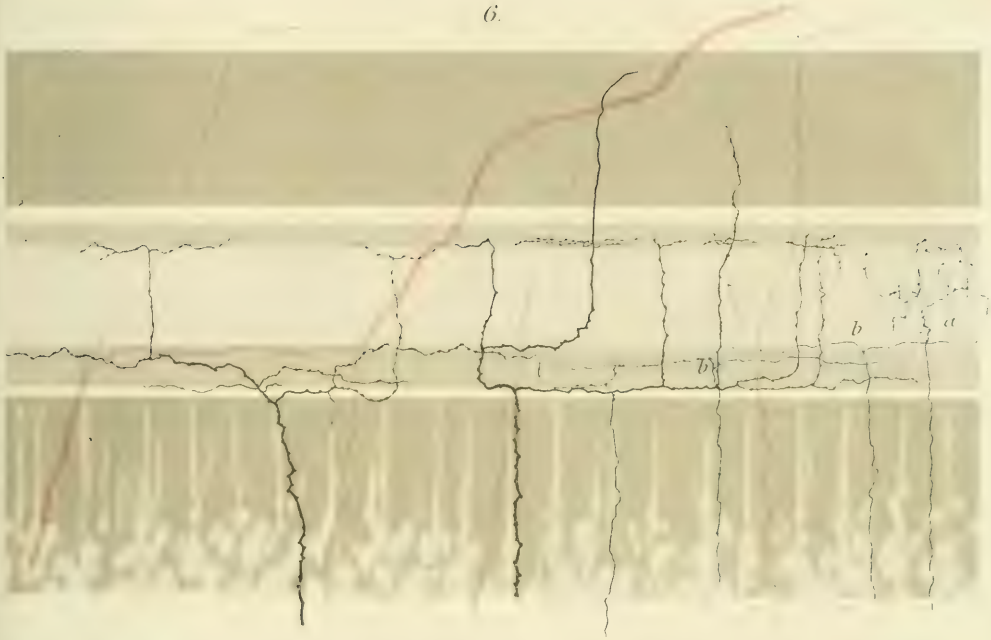


4.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

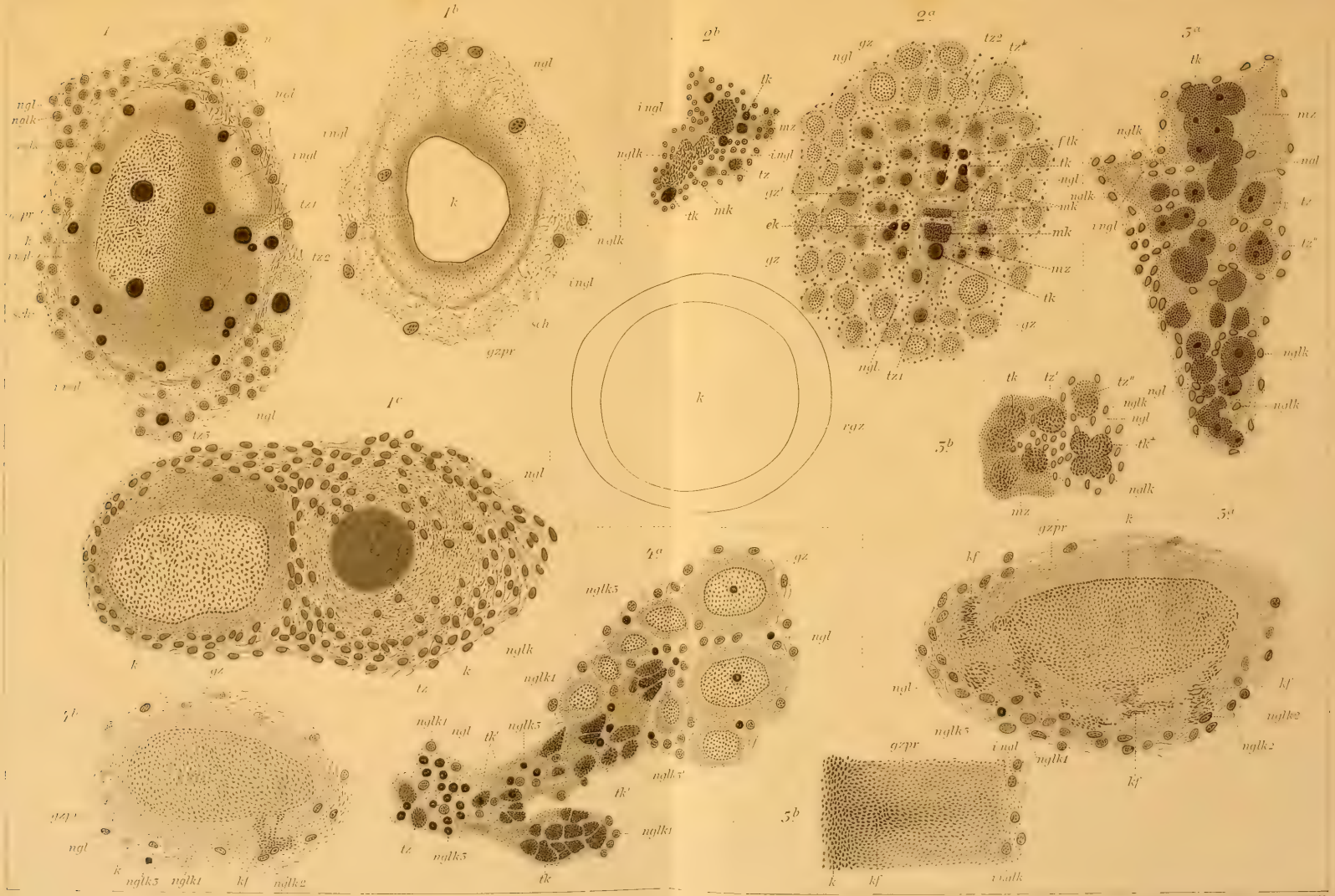

5.
a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k

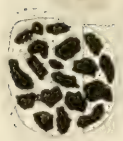
6.

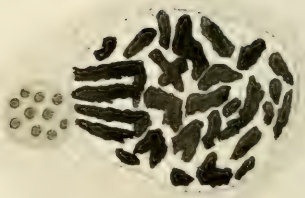


7.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

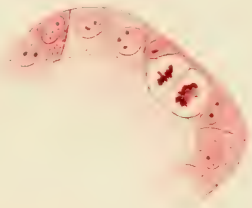

1
1b
1c
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5a
5b
k
ngl
nglk
ngl1
ngl2
ngl3
tz1
tz2
tz3
tz'
tz''
tk
tk'
mz
mk
gz
gz'
ek
gzpr
sch
rgz
kf
nglk1
nglk2
nglk3





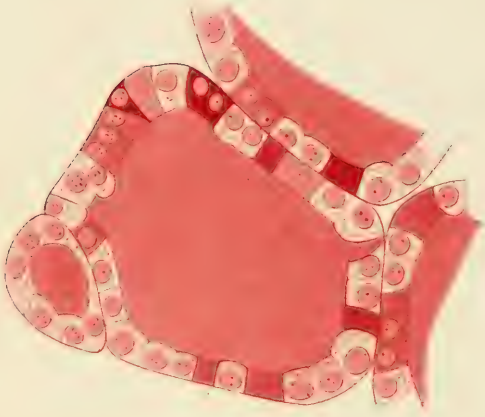
1.

2.

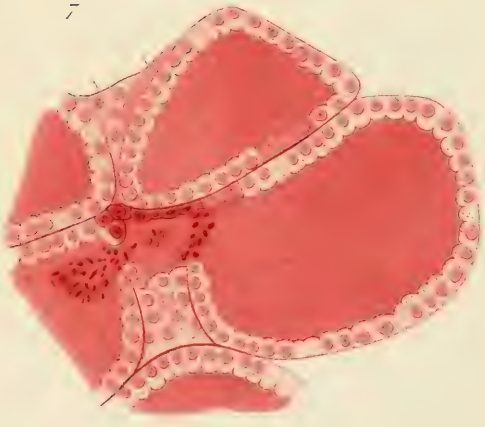


3.

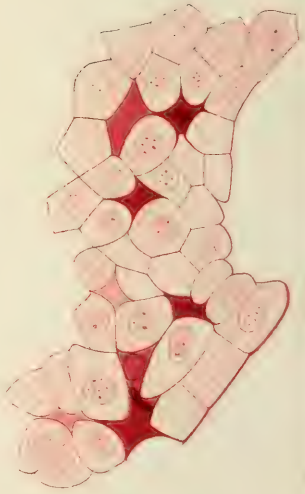
4.



5.

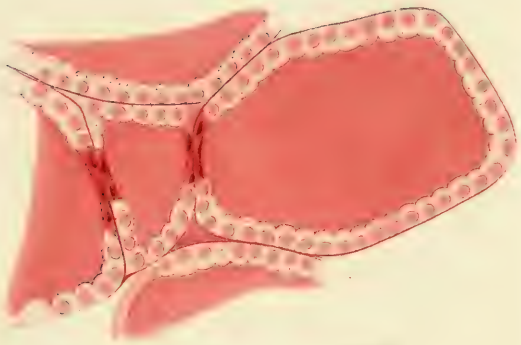


6.

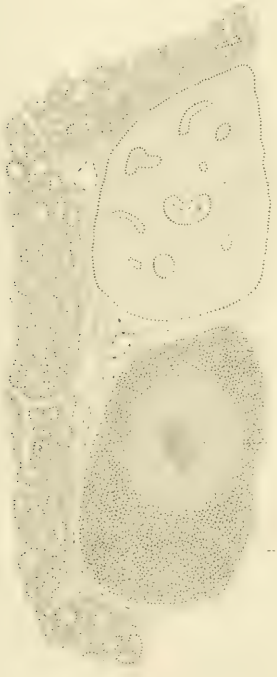


4.

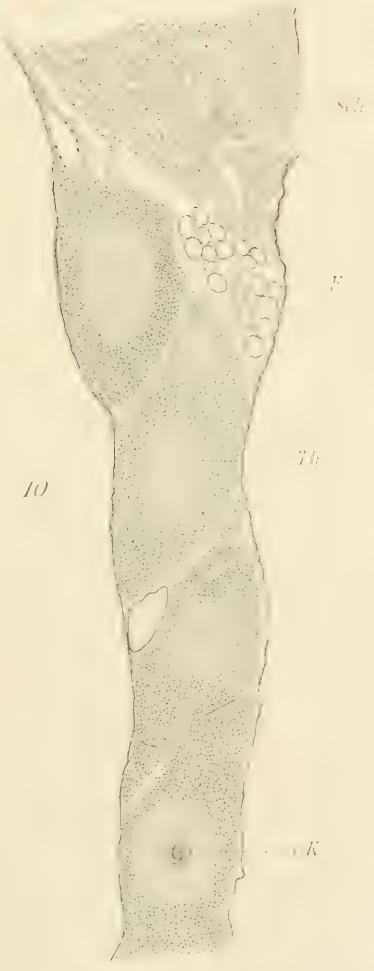
6.



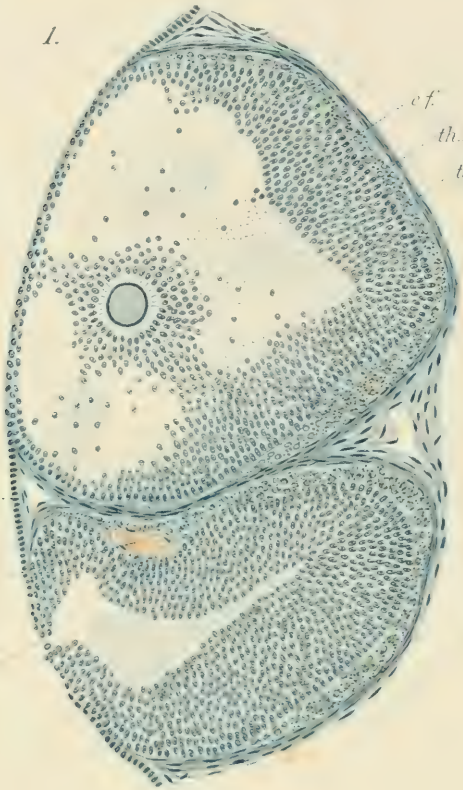
9.



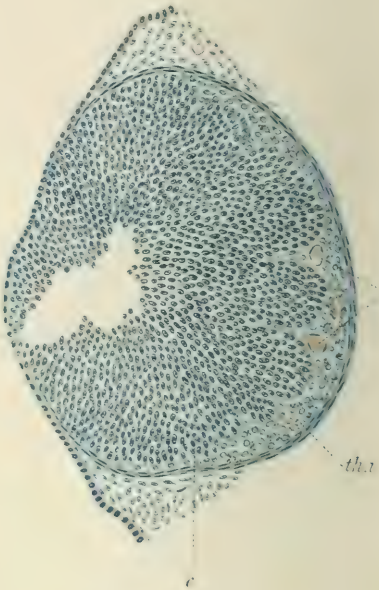
10.



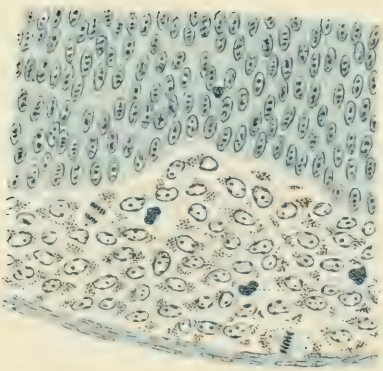
1.



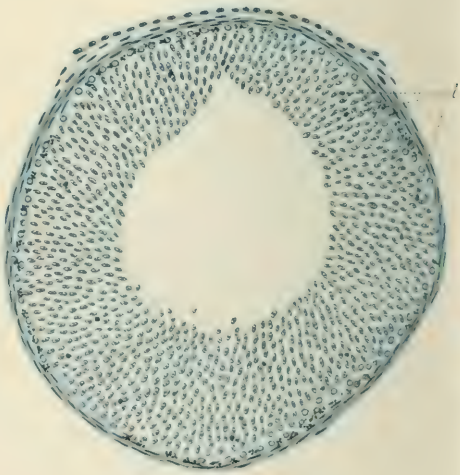
2.



2a.



3.



5.

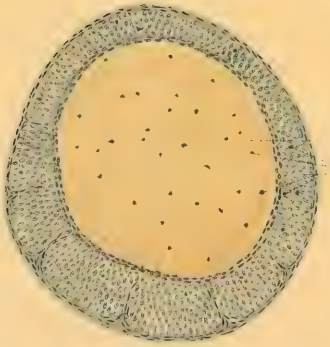
4.

6.

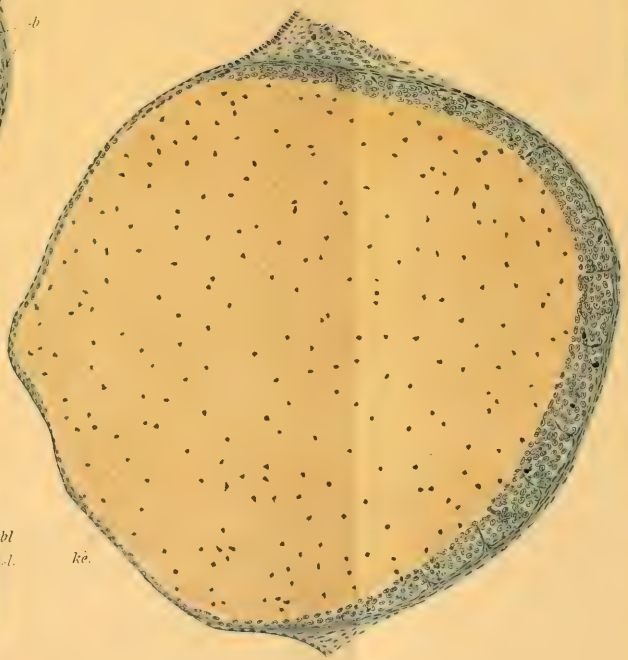
6a

7.

8.

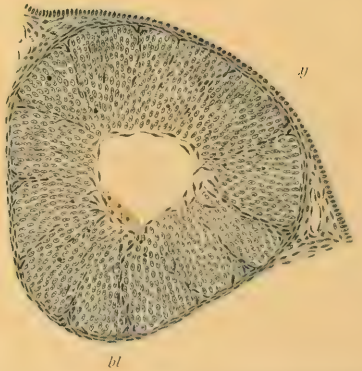


9.

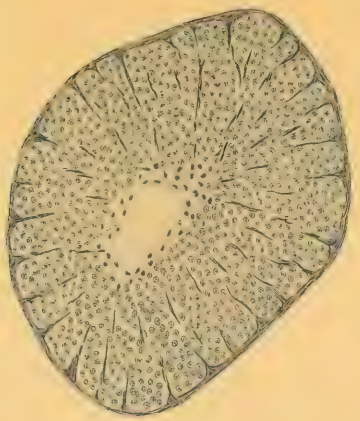


10.

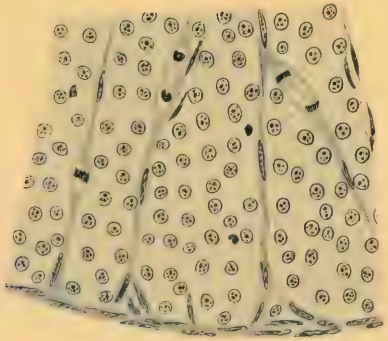
11.



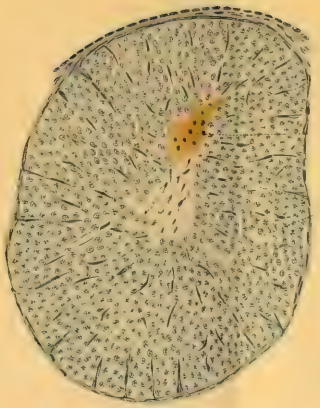
12.



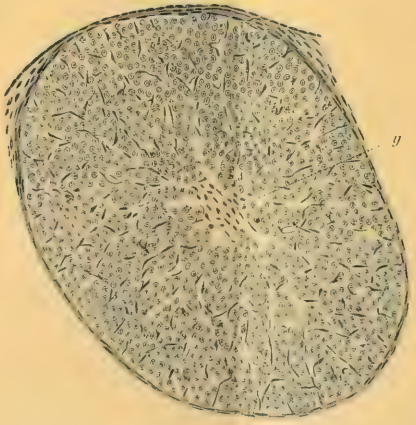
12a.



13.



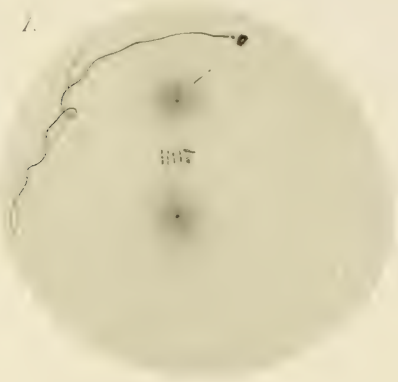
14.



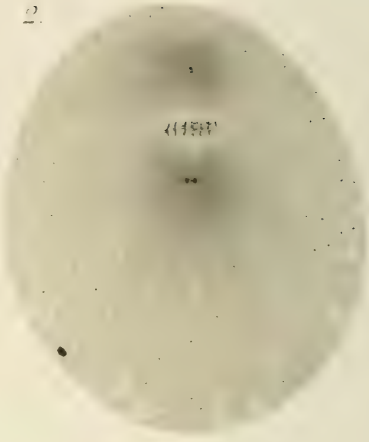
15.

15a.

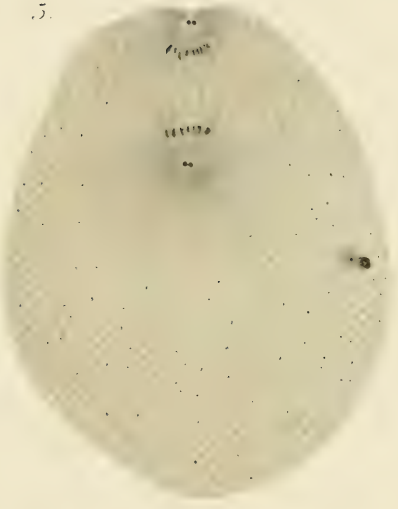
1.



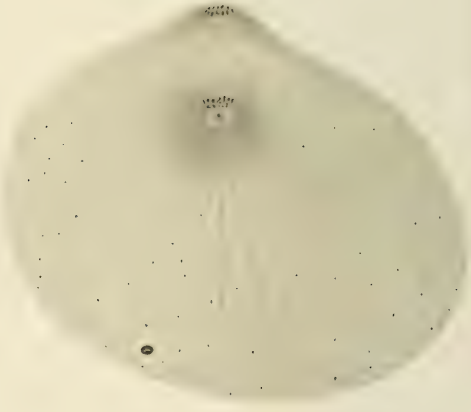
2.



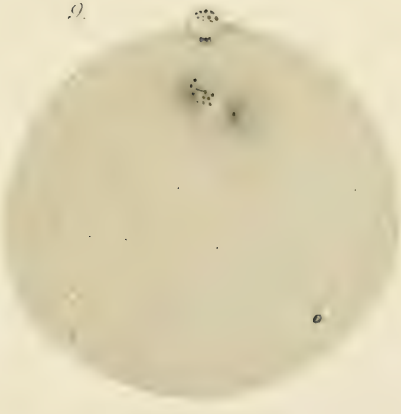
3.



6.



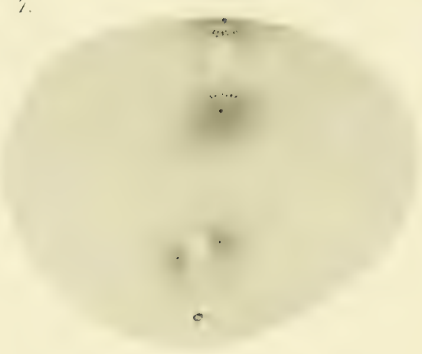
9.



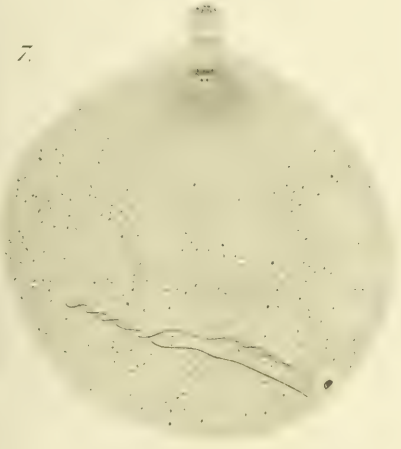
10.

5.

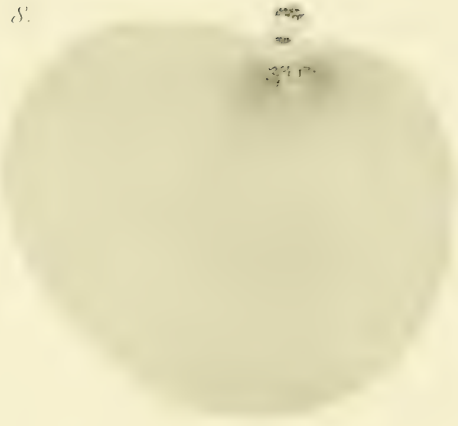
4.



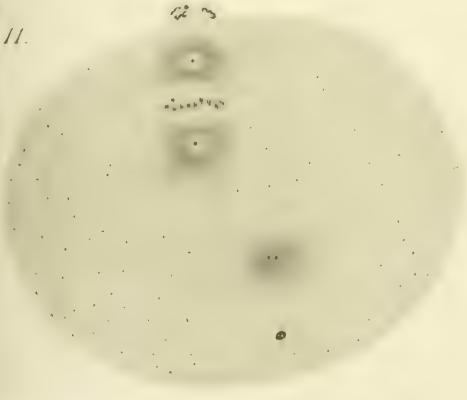
7.



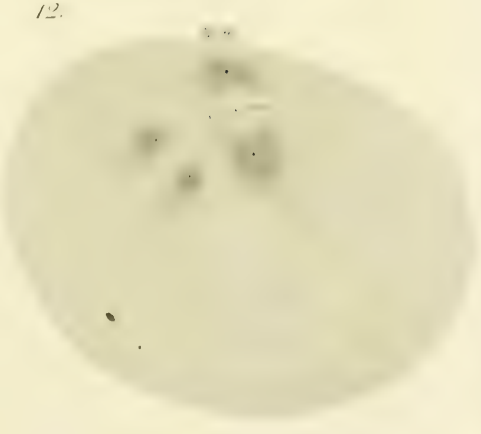
8.



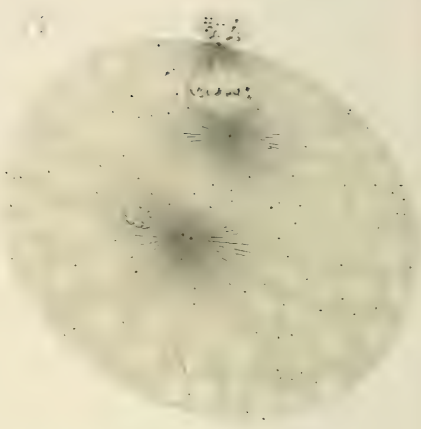
11.

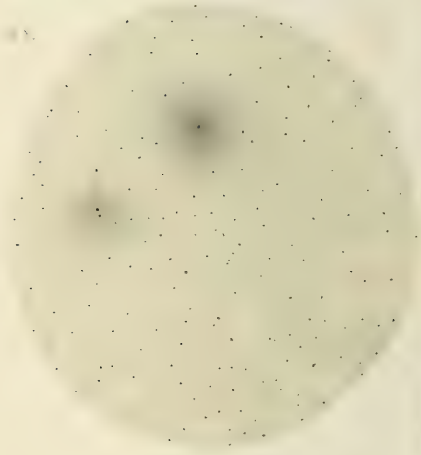


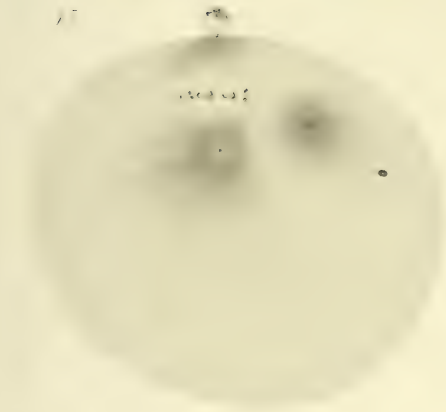
12.

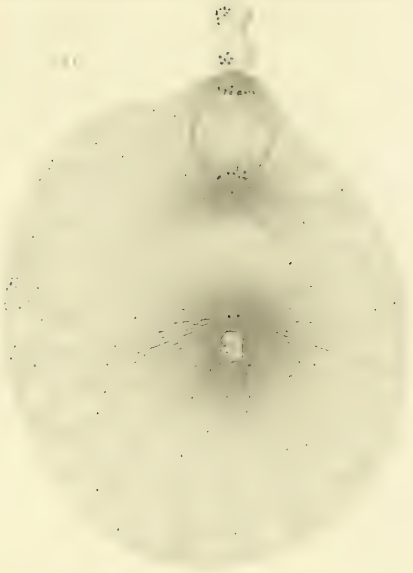


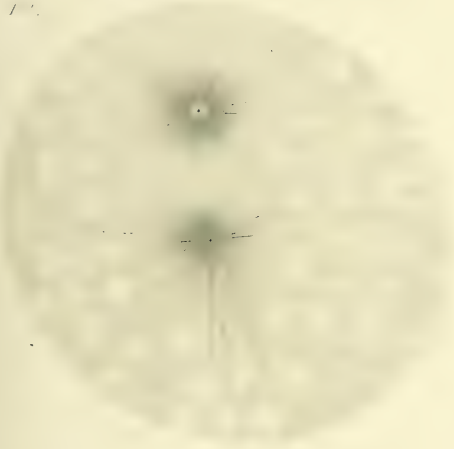
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

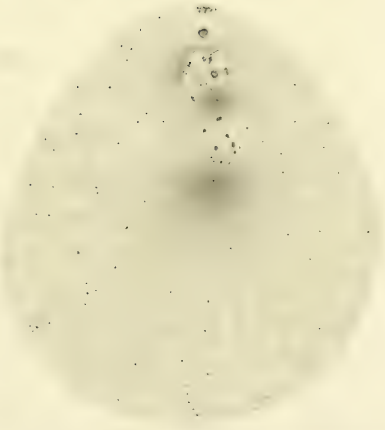


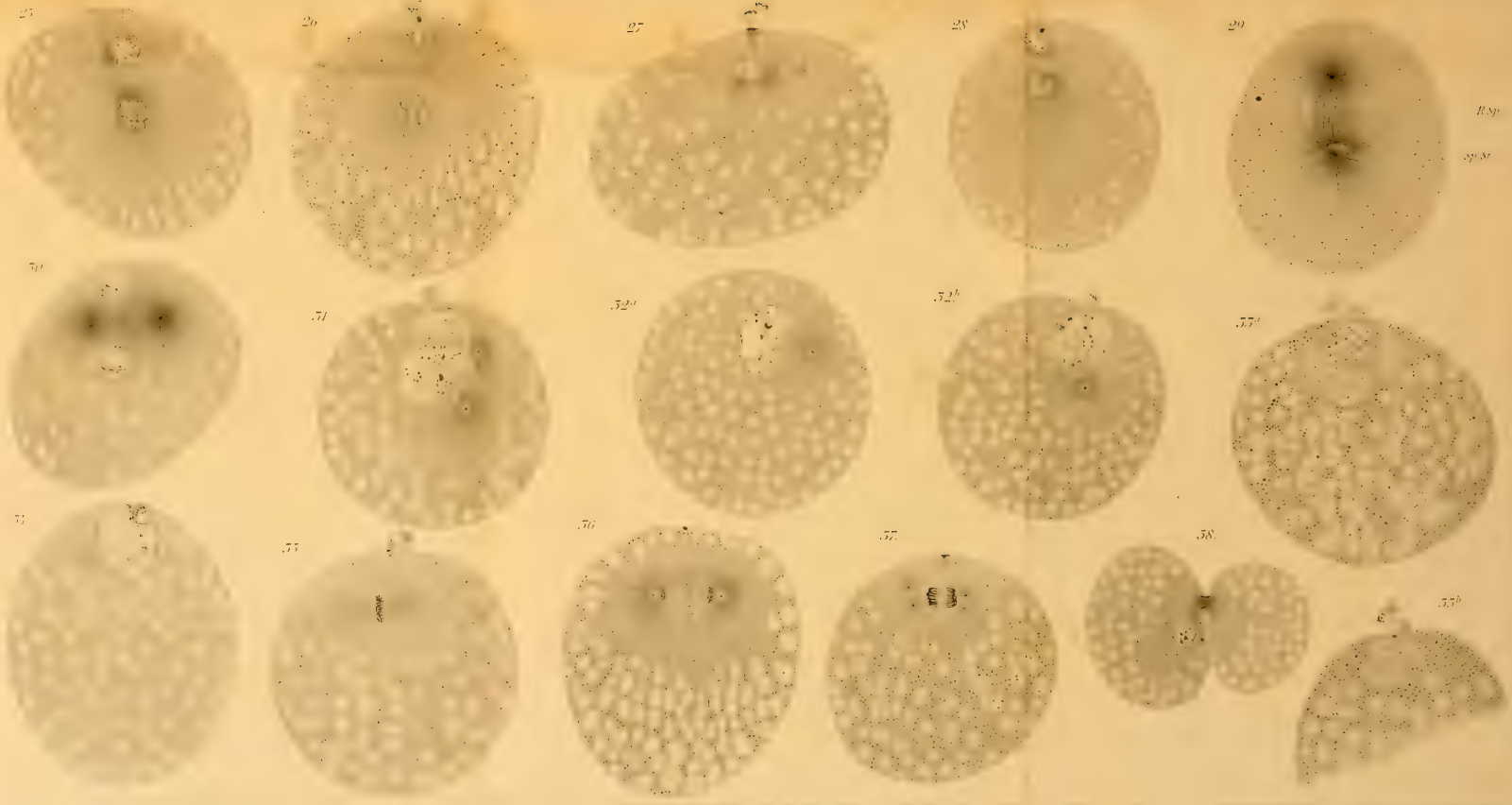


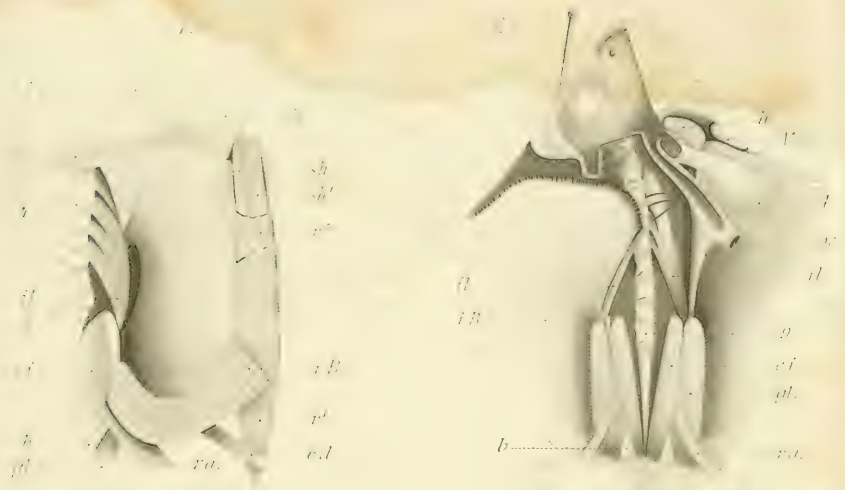




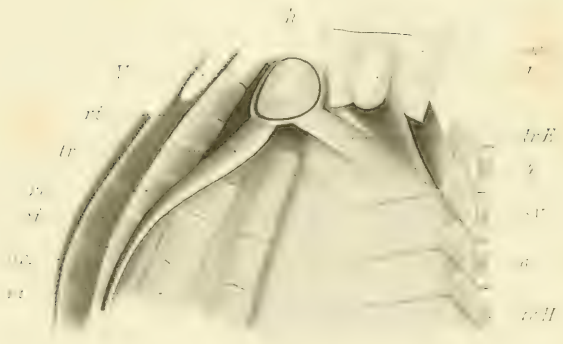




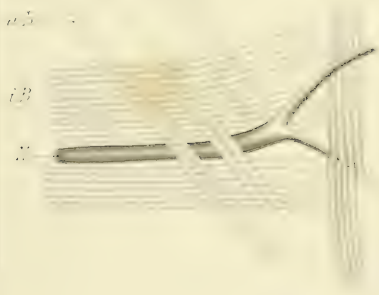

25
26
27
28
29
R. Sp.
Sp. St.
30
31
32a
32b
33a
34
35
36
37
38
33b



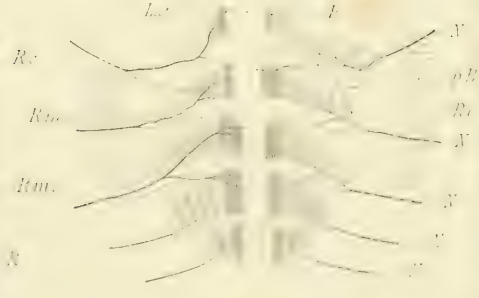
3

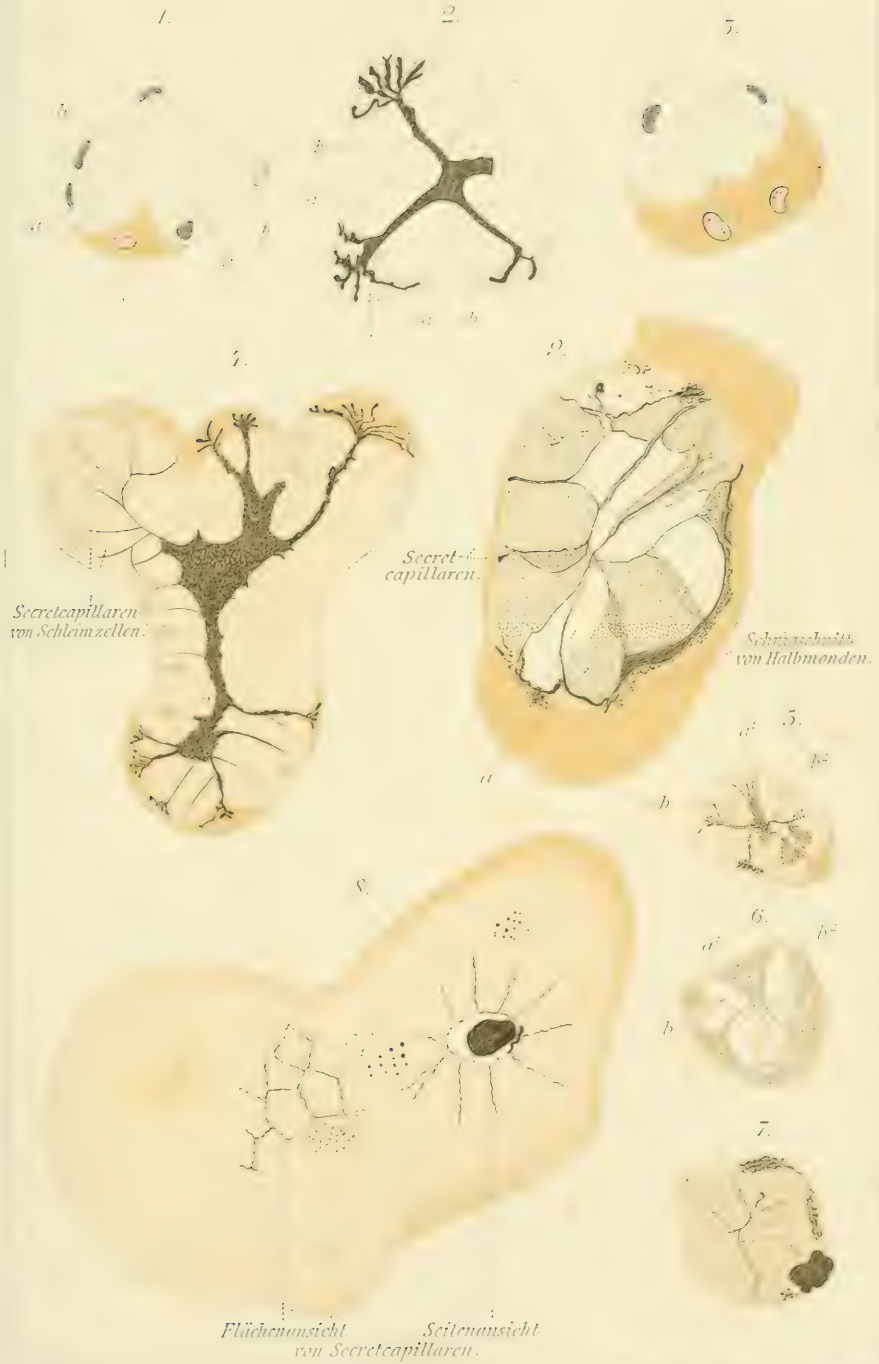


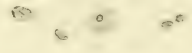
4.

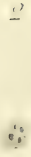


5

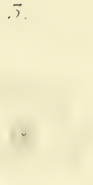


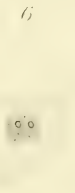

1.
2.
3.
4.
Secret-capillaren.
Schnittrand von Halbmonden.
Secretcapillaren von Schleimzellen.
5.
6.
7.
8.
Flächenansicht von Secretcapillaren.
Seitenansicht


1.


2.

4.


3.


6.

5.

b

a

d

c

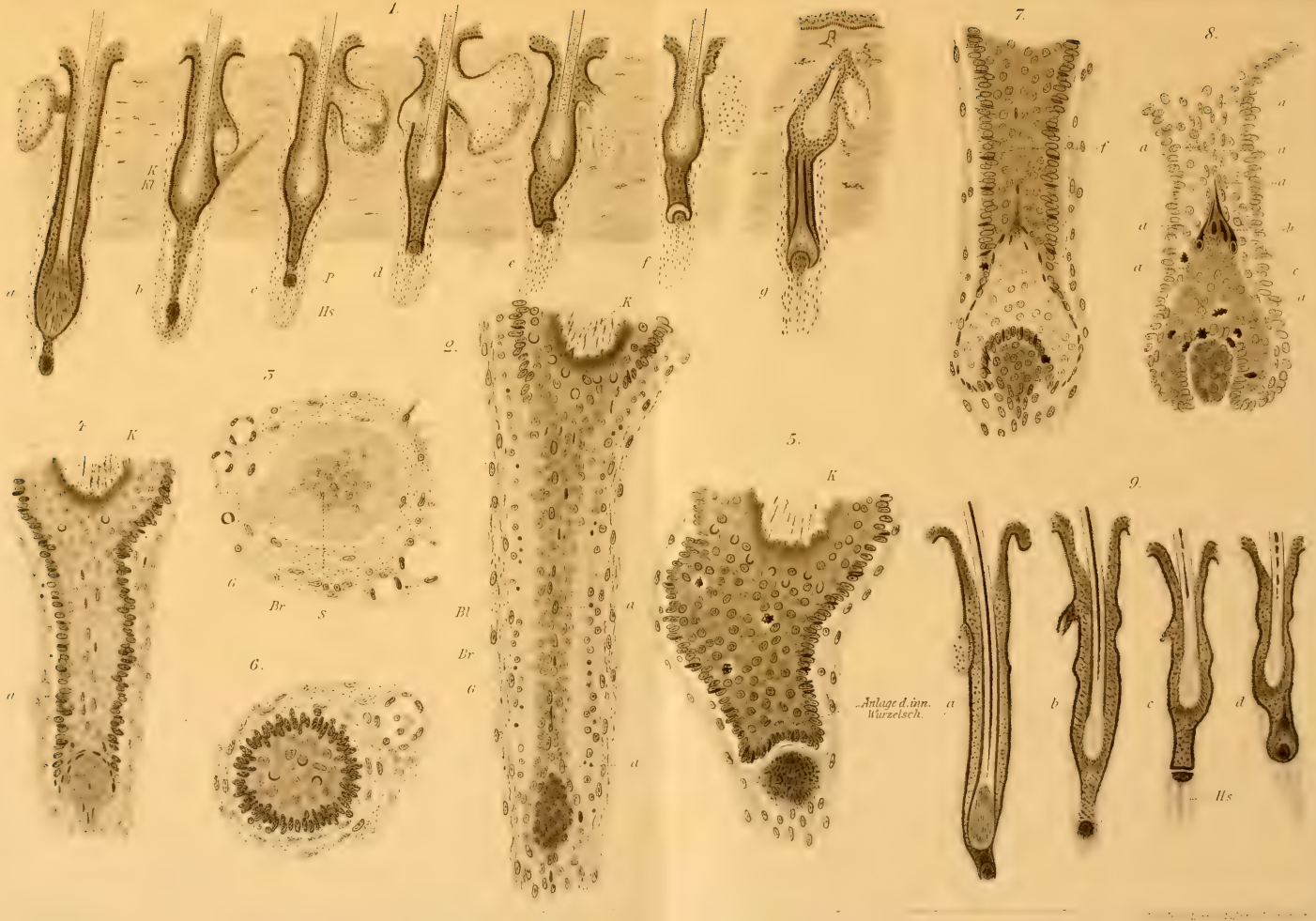
8.

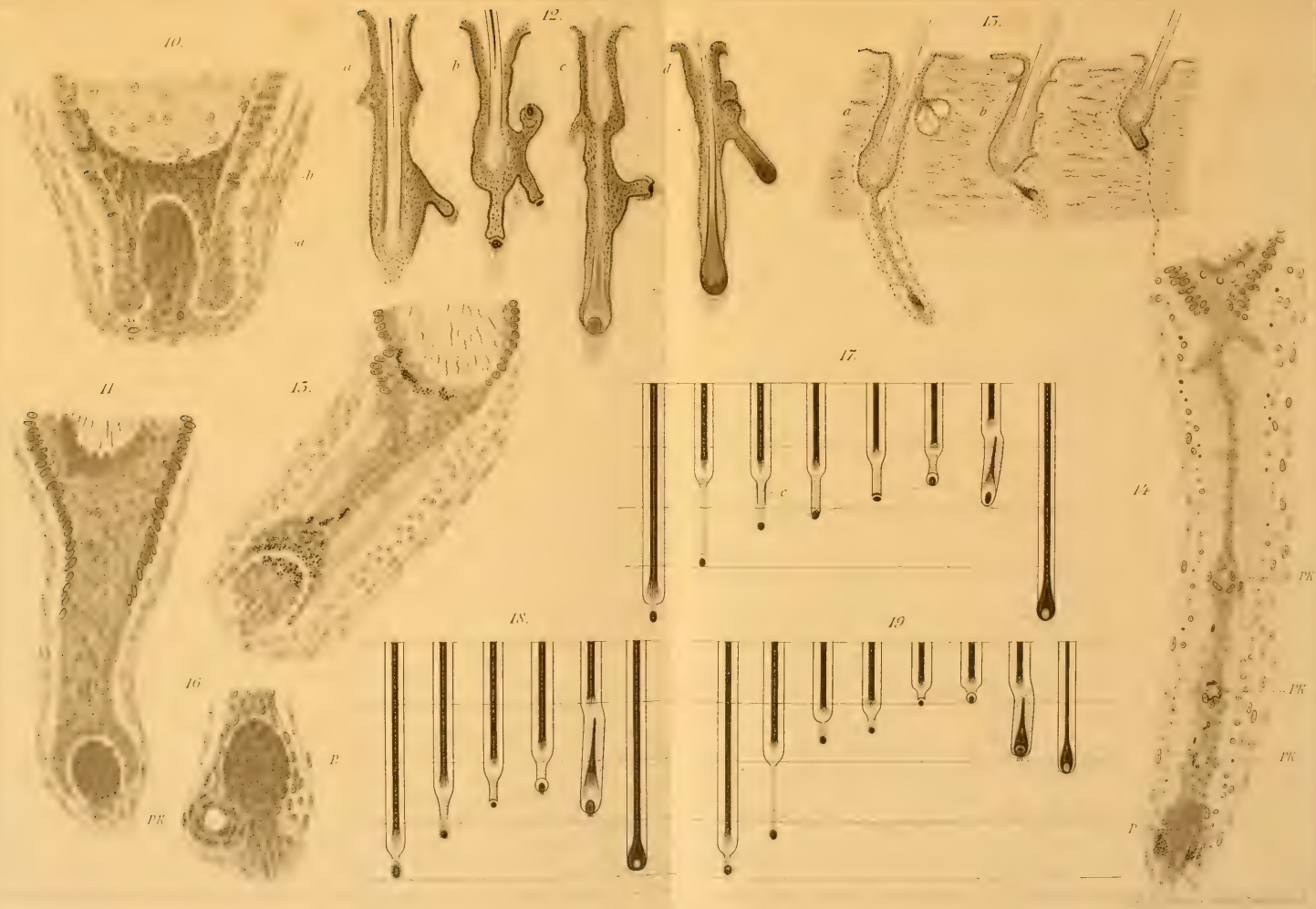
7.

b

a

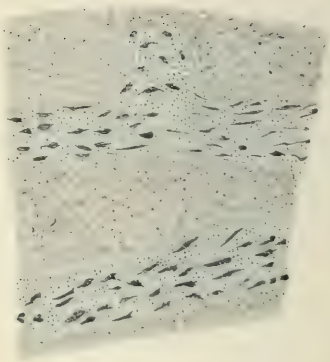
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


1.
K
Kl
P
Hs
2.
K
Bl
Br
G
3.
K
Anlage d. inn. Wurzelsch.
4.
K
5.
Br
S
6.
7.
8.
9.
Hs

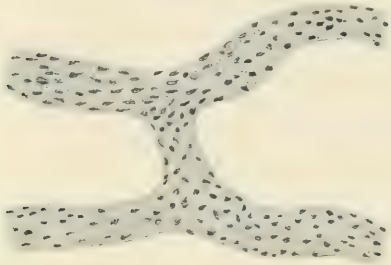

10.
b
a
11
PK
12.
a
b
c
d
13.
15.
16
P.
17.
c
18.
19
14
PK
PK
PK
P

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

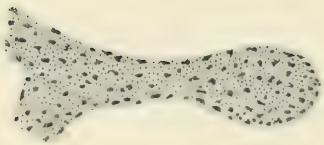
15.



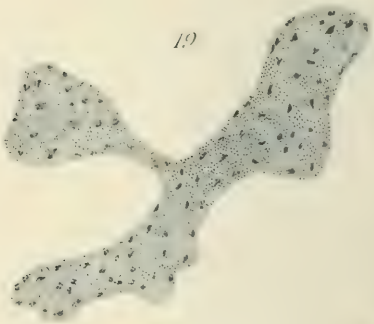
14.



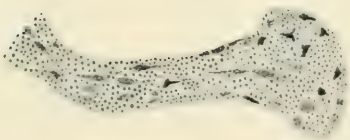
16.



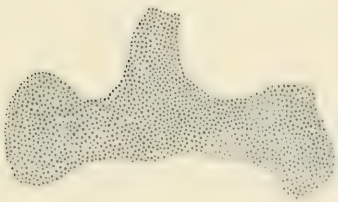
19.



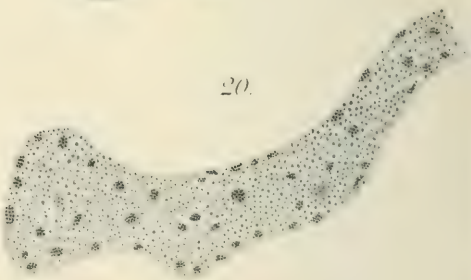
17.



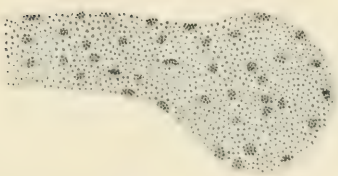
18.



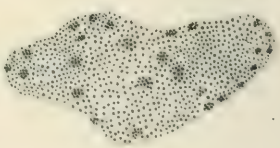
20.



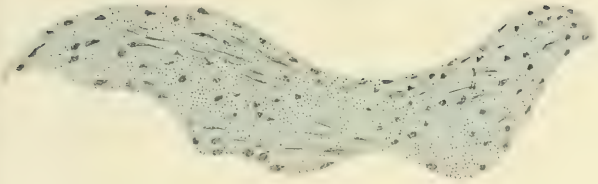
21.



22.

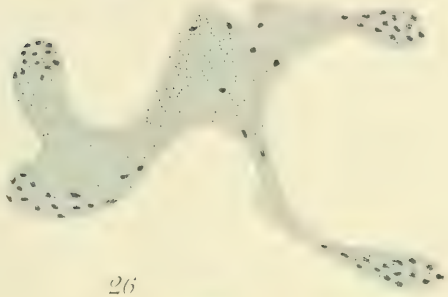


23.

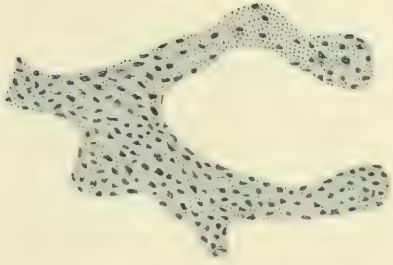


24.

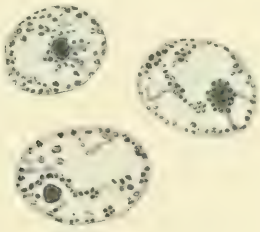
25.



26

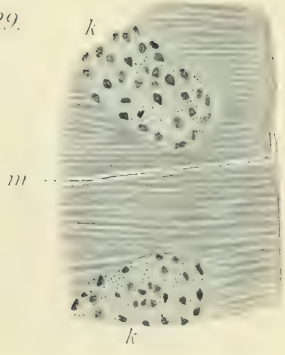


27.



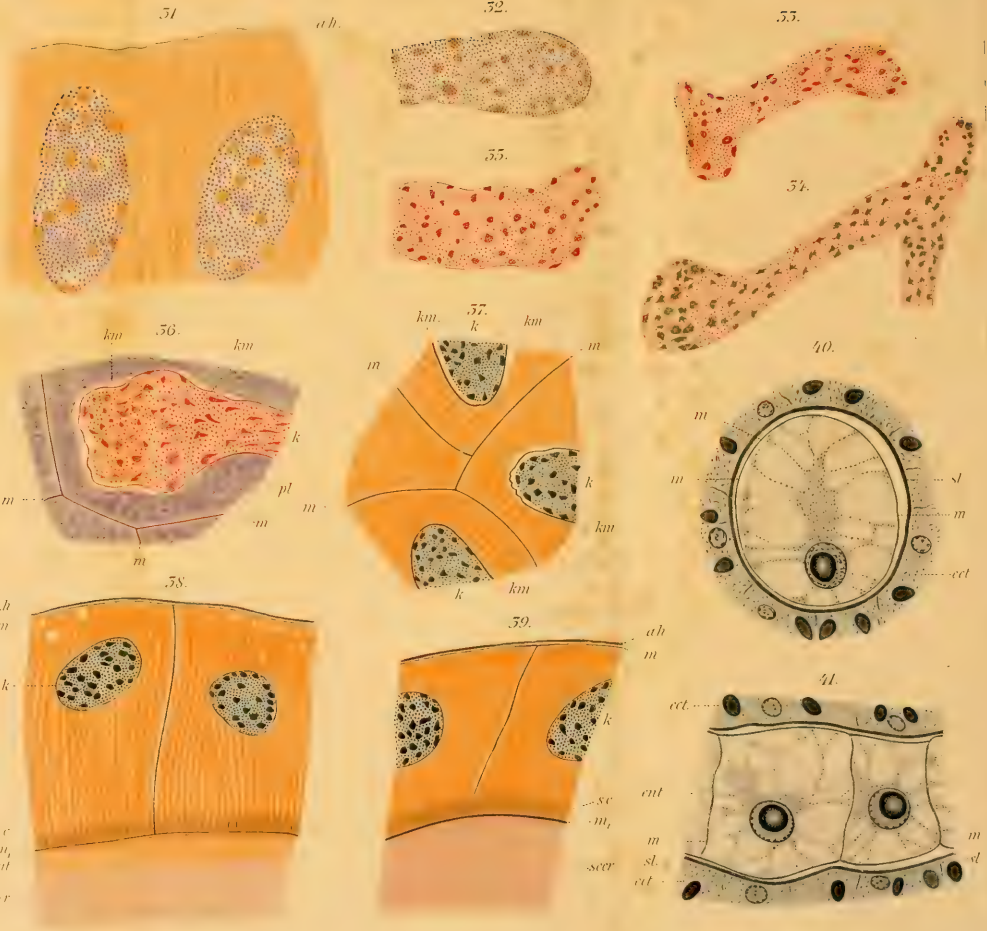
28.

29.



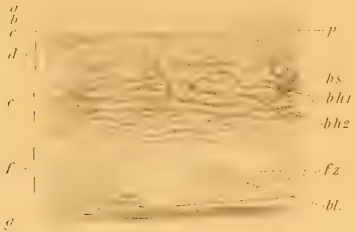
30.

Lith. Inst. v. Werner



Joh. Ansl. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

1.

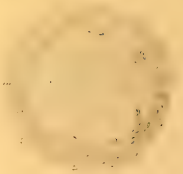


2.

6.

9.

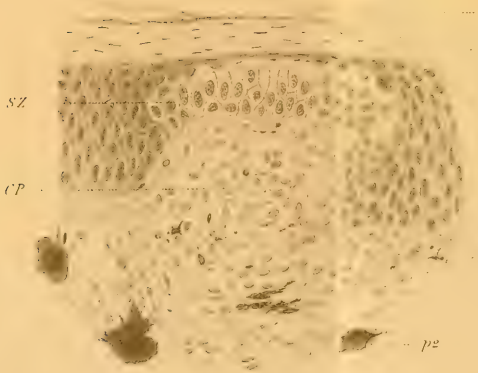
8.



10.

3.

7.

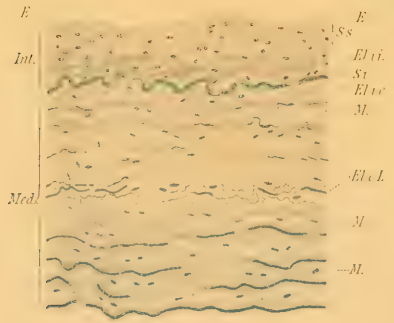


4.

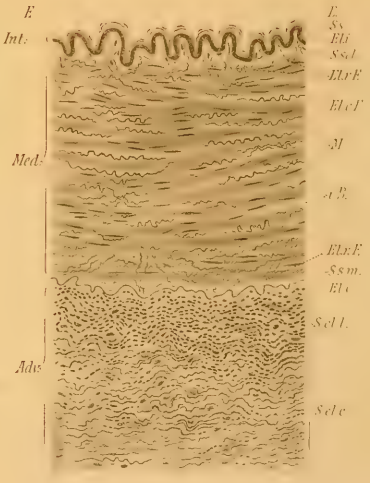
5.

1.

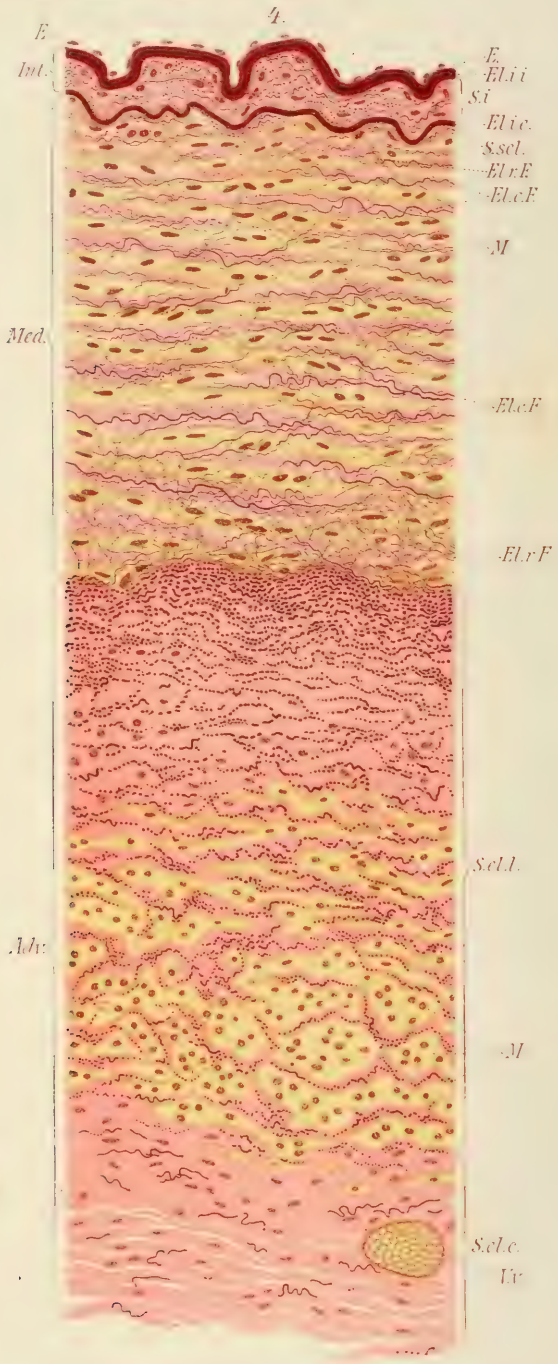
2.



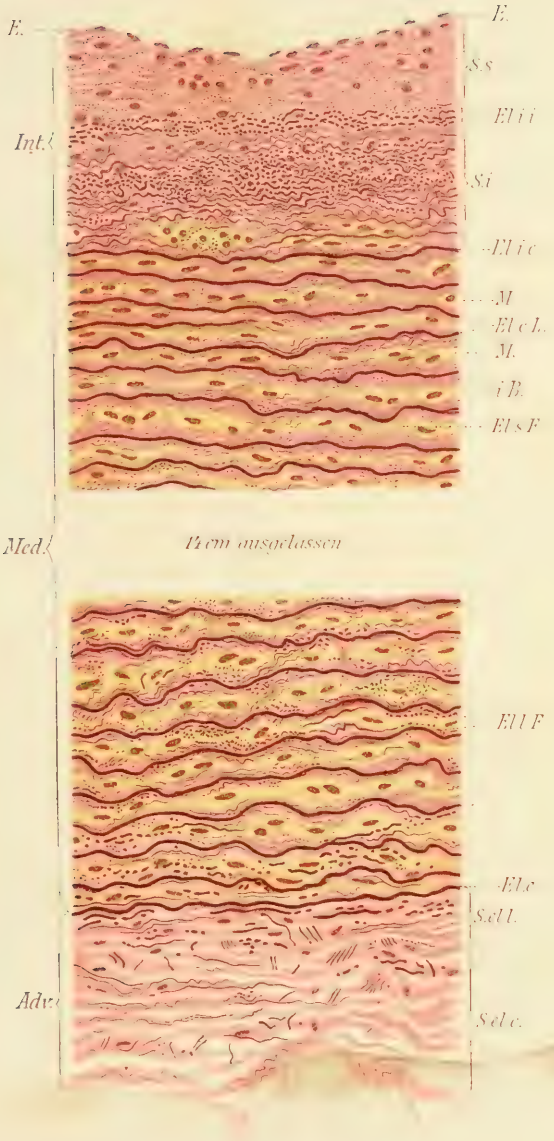
3.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frkf.


4.
E
Int.
Med.
Adv.
E.
El.i.i
S.i
El.i.c.
S.scl.
El.r.E
El.c.F
M
El.c.F
El.r.F
S.el.l.
M
S.el.c.
Vv

3.


E.
Int.
Med.
Adv.
E.
S.s
El.i.i
S.i
El.i.c
M
El.c.L.
M.
i.B.
El.s.F
Item ausgelassen
El.l.F
El.c
S.el.l.
S.el.c.

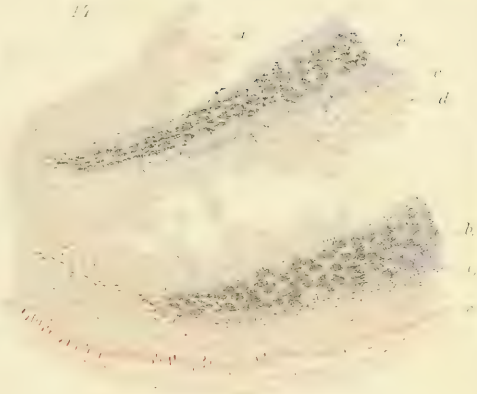
R. Schwann del

lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Ernst del. v. Meyer & Winter, Frankfurt a/M.

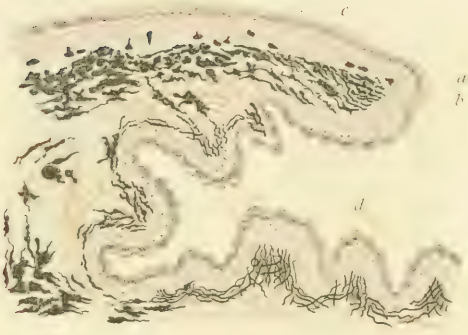
15.

14



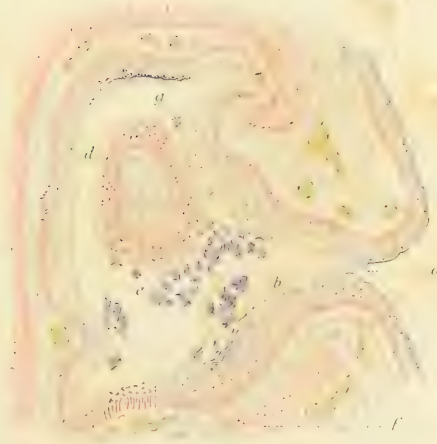
15

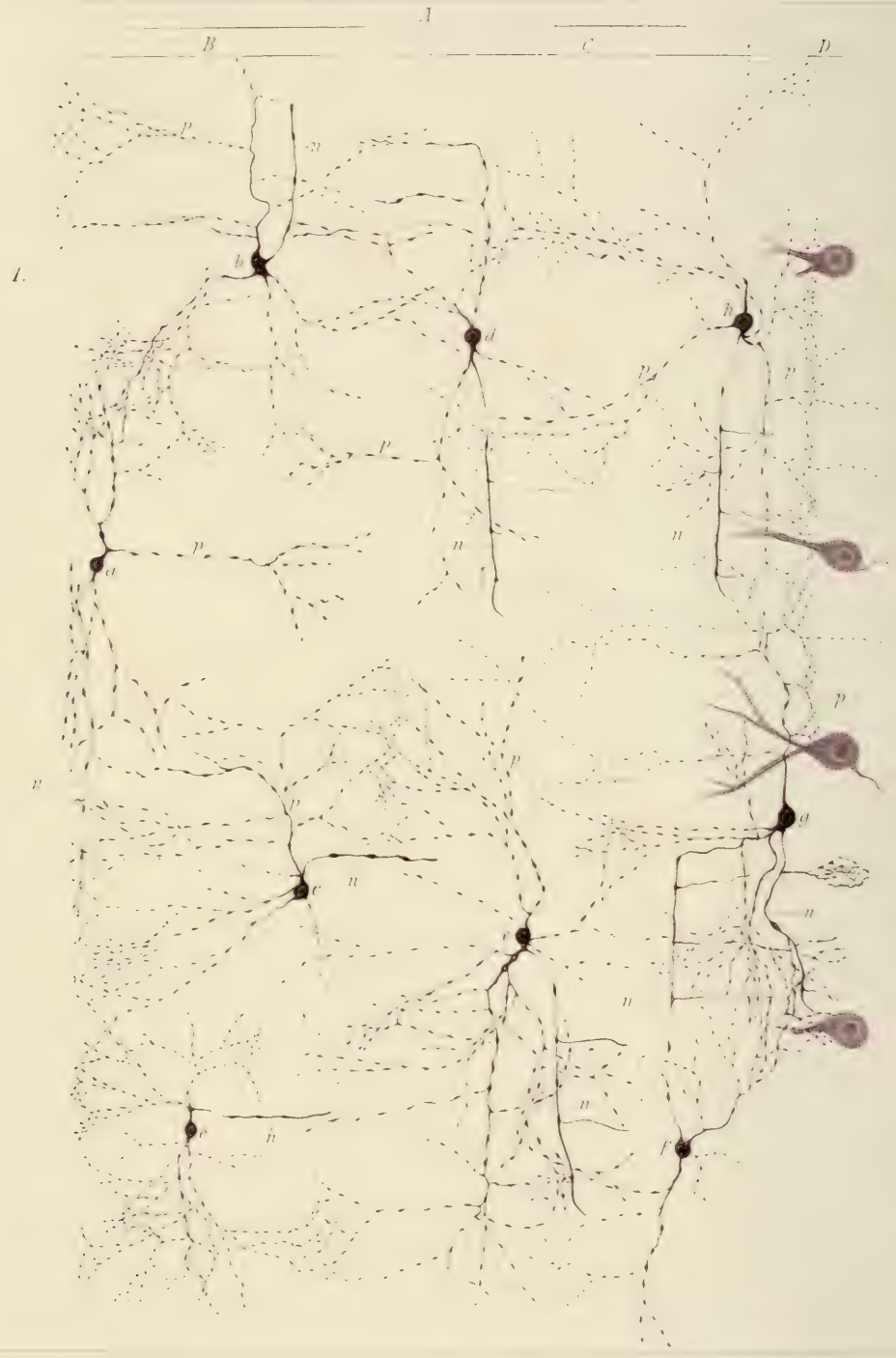
16



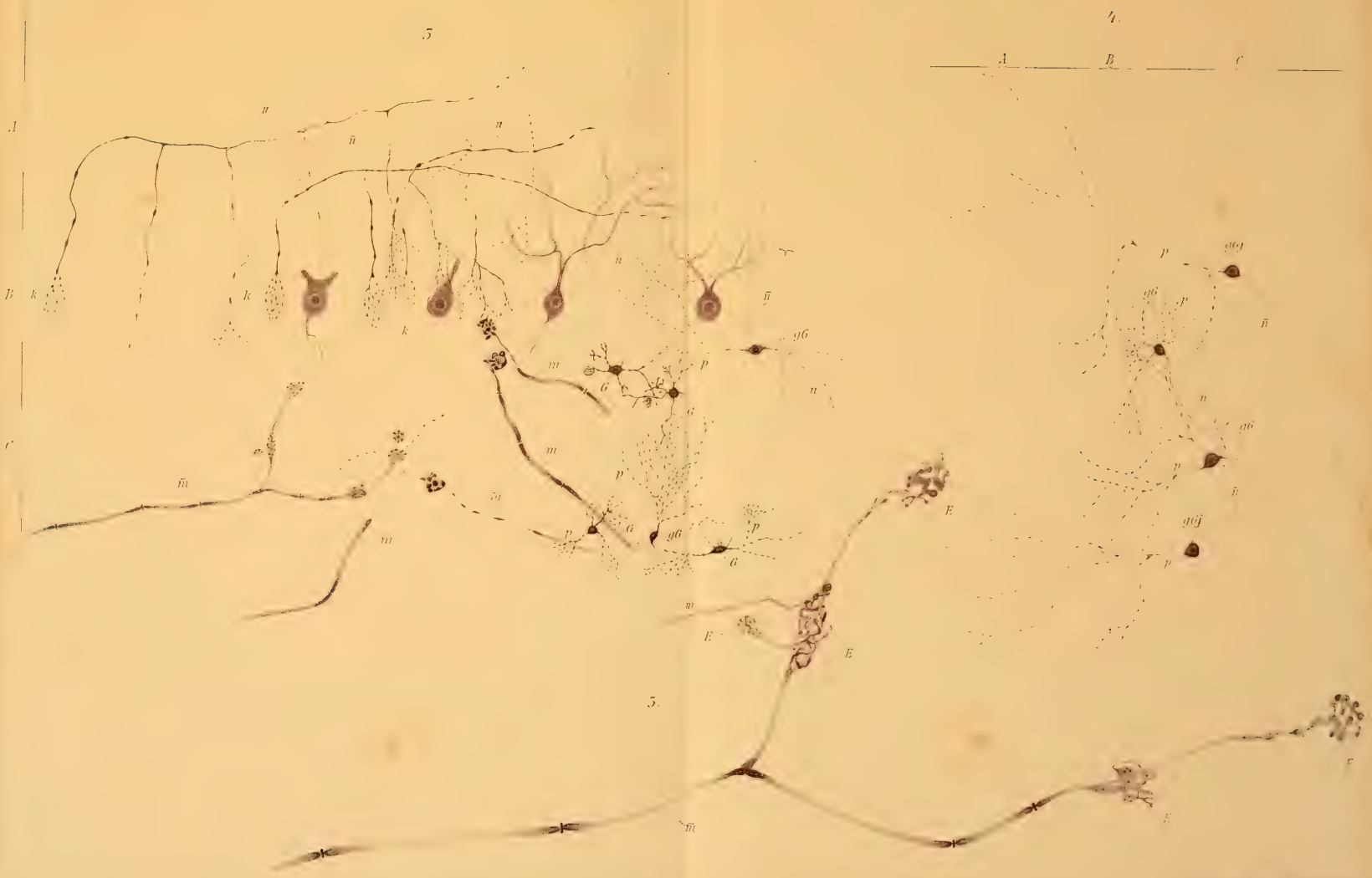
17

18.




A
B
C
D
I.
II.
a
b
c
d
e
f
p
n

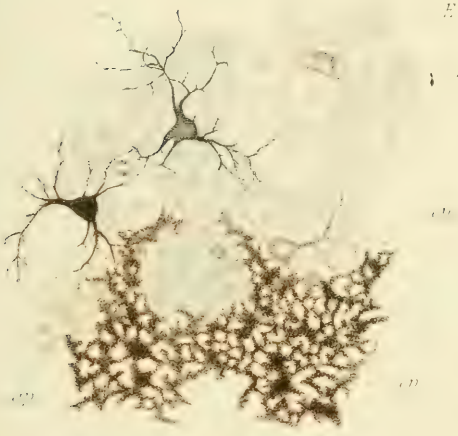
2.
c
n
b
n
n
a
p


3
4.
A
B
C
5.
n
ñ
k
m
m̄
G
p
gG
E

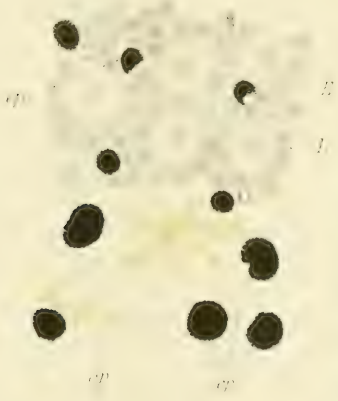
1

2

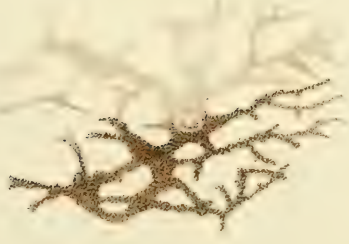
3



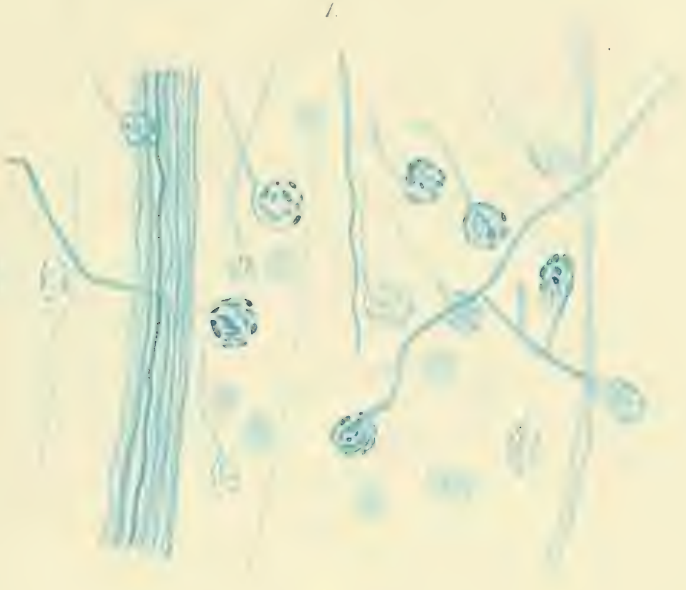
4



5



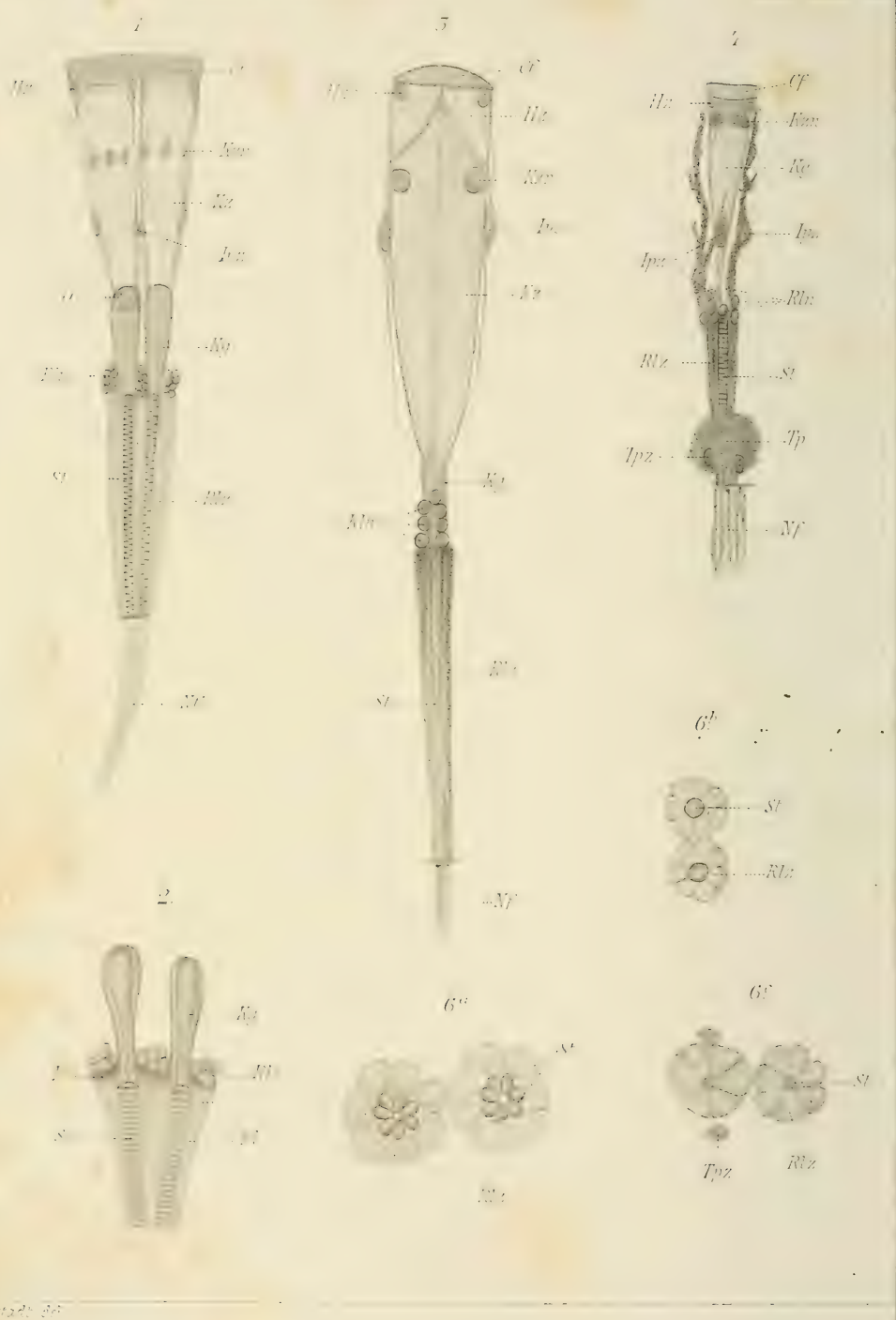
1.



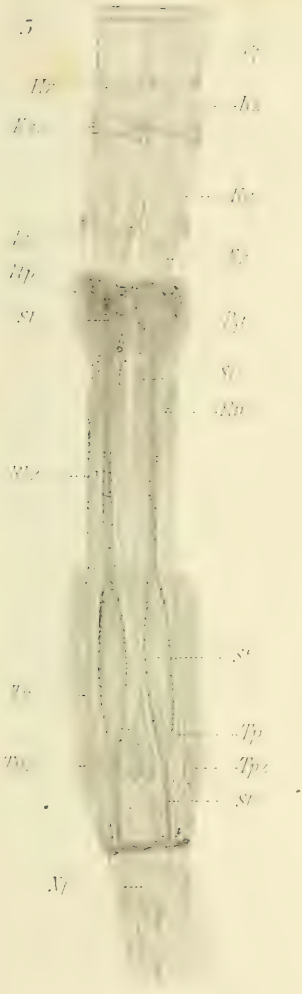
2.

3.

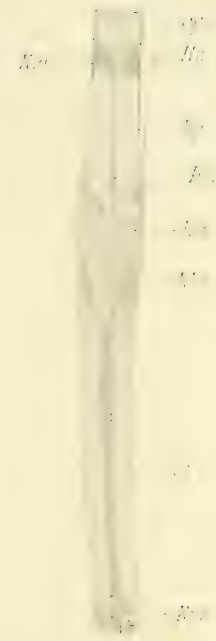
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

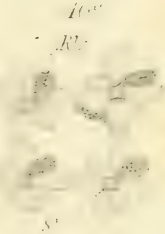


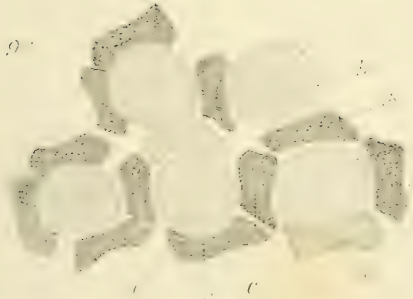
Rosenstadt del.


5
Tp
Tpz
St

7
Tp
St
Tpz

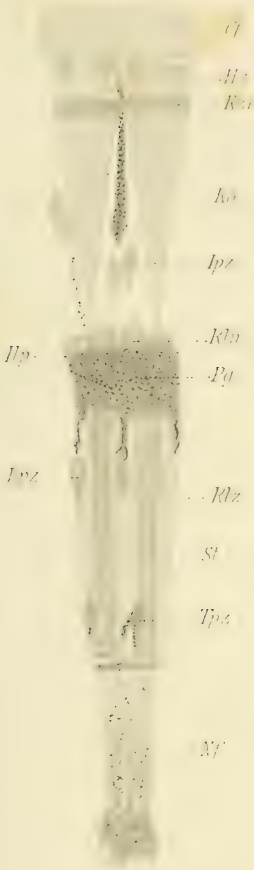

8
Tp


10a
St


9
C

10b
Tp

11.

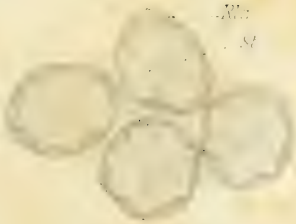


14.

12.

13.

15.



Feserstrit del.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02626

1424